







REVUE SUISSE

DE

ZOOLOGIE

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

PIERRE REVILLIOD
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

GASTON MERMOD
Conservateur de zoologie et malacologie

ET

ÉMILE DOTTRENS
Assistant de zoologie
au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

TOME 57

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG
—
1950

TABLE DES MATIÈRES

du Tome 57

Fascicule 1. Février 1950.

Fascicule 2. Avril 1950.

Fascicule 3. Juillet 1950.

Fascicule 4. Décembre 1950.

Fascicule supplémentaire n° 1. Mars 1950.

Fascicule supplémentaire n° 2. Septembre 1950.

TABLE DES AUTEURS

PAR

ORDRE ALPHABÉTIQUE



Tome 57, nº 1 — Février 1950

Experimentelle Erzeugung von Teratomen[1] bei *Xenopus*[2]

von

GERT ANDRES

(Zoologisches Institut der Universität Bern. Mit Unterstützung der Stiftung Dr. J. de Giacomi der SNG.)

Mit 4 Textabbildungen.

1918 veröffentlichte Belogolowy eine Arbeit über Transplantation jüngster Anurenkeime in die Leibeshöhle adulter Frösche, in der er maligne Entartung der Implantate beschrieb, an deren Wirkung die Wirte gewöhnlich nach ungefähr 6 Monaten starben. Von Bierich (1921) und Anders (1922) wurden die Angaben Belogolowys aufs schärfste abgelehnt, während sie sich nach Duerken (1926) eher zu bestätigen schienen. Eine weitere Stütze erfuhren sie durch Spemann (1942). Spemann implantierte Ektodermstücke junger Gastrulae in die Nähe der Leber adulter Molche, um die Wirkung eines „Leberfeldes" zu prüfen. Nach ungefähr 1 Monat hatten sich aus den Implantaten Neoplasmen gebildet, welche die Leber und weitere Bauchorgane des Wirts infiltrierten und zerstörten. Doch blieben auch Spemanns Angaben nicht unwidersprochen (Roessle 1943).

Auf Anregung von Herrn Prof. F. E. Lehmann habe ich es unternommen, ähnliche Versuche an Krallenfröschen (*Xenopus*

[1] Der Begriff Teratom soll hier eine aus embryonalem Material entstandene Missbildung charakterisieren ohne benignes oder malignes Wachstum zu praejudizieren. Der Begriff ist also kein klinischer, sondern ein entwicklungsgeschichtlicher (vgl. J. Miller 1937. *Handbuch der speziellen pathol. Anatomie und Histologie*, Bd. 7/ Teil III, ferner Heil, zit. nach obigem S. 397, Needham 1942 und Lehmann 1945).

[2] Mitgeteilt an der Sitzung der Zoologischen Sektion der SNG in Lausanne am 5. September 1944.

laevis Daud.) auszuführen. Als Wirte dienten alte Larven und junge Frösche, denen entweder Teile von Gastrulen, Neurulen oder Embryonen implantiert wurden, häufiger jedoch die ganzen Keime. Als Implantationsort wählte ich den Kehlboden, dessen (wenigstens bei den Larven) sehr durchsichtige Epidermis eine gute Beobachtung der lebenden Transplantate gestattet. Auch sehr grosse Implantate beeinträchtigen den Wirt an dieser Stelle nur wenig.

Die für die Implantation bestimmten Keime wurden in Holtfreterlösung enthüllt, die Wirte in MS 222 Sandoz narkotisiert und dann in Holtfreterlösung operiert. Hierbei habe ich die Epidermis auf der einen Seite nahe unter dem Auge mit feinen Uhrmacherpinzetten aufgetrennt und mit einer Platinöse vom Unterhautgewebe gelöst. Dann liess sich der Keim leicht einführen und entweder in die Mitte oder auf die andere Seite des Kehlbodens schieben.

Hier erlitten die Implantate starke Pressungen, wodurch oft viel Entoderm aus den mehr oder weniger deformierten Keimen herausgedrückt wurde. Von den 150 Operationen verliefen 90% günstig, d. h. die Implantate blieben ganz oder teilweise erhalten und entwickelten sich weiter.

1. Frühstadien bis zur histologischen Ausdifferenzierung

Die erste Entwicklung der Implantate wird durch die mechanische Behinderung beeinträchtigt, aber auch durch das veränderte biochemische Milieu.

Wenn Holtfreter (1945) junge Urodelenkeime in Agar einschloss, so konnte er das Auswachsen der Organe fast vollständig unterdrücken. Eine ähnliche Wirkung fand ich bei den implantierten Xenopuskeimen. Während aber die „Agarkeime" keine wesentliche Verzögerung in Differenzierung und Dotterabbau zeigten, brauchten unsere Implantate bis zum vollständigen Dotterabbau ungefähr doppelt so lange wie die freilebenden Kontrollkeime (8—10 Tage statt 4—5). Vermutlich wird diese Verzögerung durch O_2—Mangel, bezw. CO_2—Ueberschuss, hervorgerufen (vgl. auch Holtfreter 1945). Etliches Material, besonders Epidermis und Entoderm, ging zugrunde, wurde vom Wirt phagozytiert oder durch Fisteln ausgestossen. Auch bei ganzen Embryonen blieb nie eine zusammenhängende Epidermis um das Implantat herum

erhalten. Es konnten sich nur geschlossene Blasen weiterentwickeln, deren Hornschicht stets nach innen gerichtet war (Abb. 2 *c*).

Es handelt sich hier also um Bildungen, die ganz den einfachen talghaltigen und behaarten Epidermiszysten beim Menschen entsprechen.

Der Wirt reagierte auf das Implantat durch Ausbildung zahlreicher neuer Blutgefässe. Schon nach 4—5 Tagen waren die meisten Implantate reich vaskularisiert. Eine weitere eigentümliche Reaktion wurde bei vielen lang aufgezogenen Wirtstieren gefunden: eine ausserordentliche Vergrösserung der vorderen akzessorischen Schilddrüse [1] mit grösseren atypischen Knorpelstücken, die jeweils zwischen den Drüsenfollikeln eingelagert waren.

2. Das Verhalten der Implantate nach ihrer histologischen Differenzierung.

Der anfänglich verzögerten Entwicklung folgte in der Regel eine Phase beschleunigten Wachstums: In 75 Fällen wuchsen die Implantate stärker als der Wirt, in 11 etwa gleich. In 20 Fällen folgte später eine zweite Hemmung. Oft fanden wir noch nach Monaten stärkere Aenderungen in den Proportionen, die durch örtliche Aufblähungen oder durch disproportioniertes Wachstum entstanden. Die ältesten Versuchstiere — z. Zeit sind noch etwa 40 am Leben — sind jetzt 7—10 Monate alt und die Implantate wachsen in vielen Fällen immer noch weiter (Abb. 1 *a-c*).

Ueber 70 Tiere wurden fixiert (davon 28 kurz vor der Fixierung gestorben) und hiervon bis jetzt 50 geschnitten und grösstenteils nach einer modifizierten Methode nach Mallory (Carmalaun als Kernfarbstoff) gefärbt, welche das Bindegewebe sehr scharf hervortreten lässt.

Am reichsten und relativ normal organisiert sind die Embryoimplantate. Hier sind bei 16 untersuchten Fällen stets Gehirnteile, Rückenmark, Chorda, Wirbel und Somiten, ferner Nasenepithel, Augen und Kopfskelett vorhanden. Fast immer sind auch mehr oder weniger gut organisierte Darm- und Epidermisblasen ausgebildet. Dagegen

[1] Zur Frage der Entstehung akzessorischer Schilddrüsen bei Amphibien s. P. Gasche 1939.

fehlt Herz in 5, Niere in 7 und Leber in 9 Fällen. Extremitäten fanden wir nur, wenn gleichzeitig grössere Epidermissäcke übrig geblieben waren (5 Fälle). Dies lässt ver-

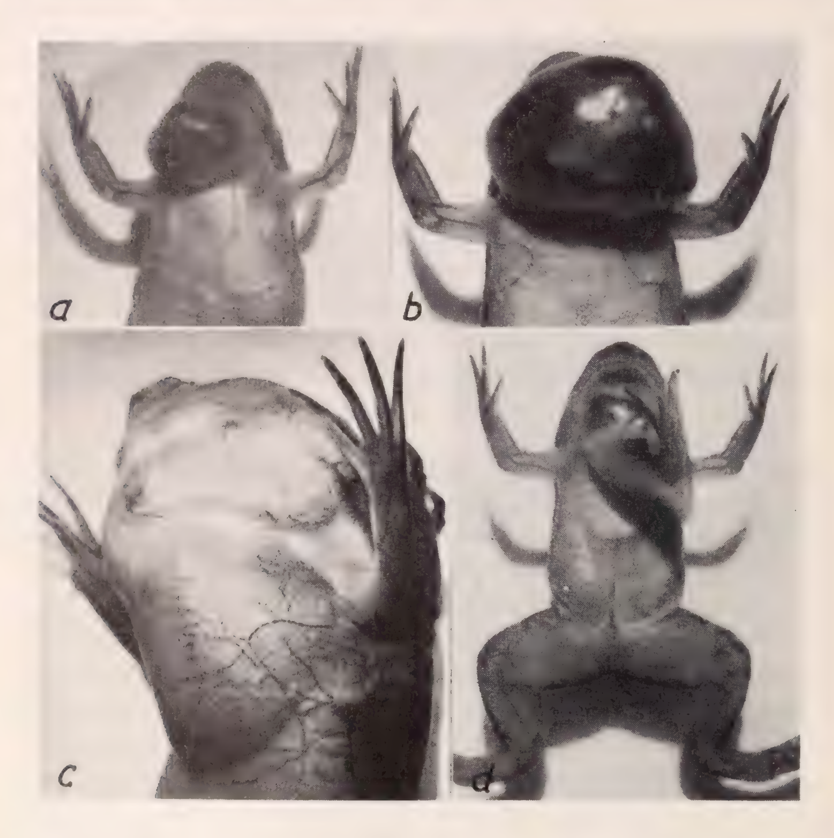


Abb. 1.

a-c: *Xenopus*, dem nach der Metamorphose eine ganze Gastrula implantiert wurde, *a)* 17 Tage, *b)* 7 Wochen und *c)* 9 Monate nach der Operation. Kaudal ist sekundär ein Oedem entstanden, das sich bis zum 23.9.49 über den ganzen Rumpf ausgedehnt hat.

d: *Xenopus*, dem als Larve ein ganzer Embryo implantiert wurde, $2\frac{1}{2}$ Monate nach Op., mit grosser Extremität. Vergr. in allen Bildern 2 ×.

muten, dass der mesodermale Anteil der Anlage ohne die entsprechende reaktionsfähige (kompetente) Epidermis nur ein sehr geringes Realisationsvermögen besitzt. Sind umgekehrt beide Anlagen vorhanden, dann kommt es gewöhnlich zur Ausbildung einer einzigen grossen und relativ normalen Extremität (Abb. 1 *d*).

Der alternierende Ausfall ganzer Organe dürfte zur Hauptsache auf die schon genannten Störungen der Topik der Blasteme und auf ihren teilweisen Zerfall infolge physiologischer Schäden zurückzuführen sein, und damit wohl auch auf abnorme Konkurrenzverhältnisse der einzelnen Anlagen im Implantat.

Stärker noch als bei den Embryonen sind die Disharmonien bei den implantierten Neurulae und Gastrulae. So sind von 17 Fällen mit Gastrulaimplantaten bei 16 Gehirnteile entwickelt, wovon in 14 Fällen diese neuralen Anteile im Implantat dominieren, während viele andere Organe überhaupt fehlen, so Leber, Niere, Extremitäten und Herz (Leber z. B. in 14 Fällen).

In dem Ueberwiegen ektodermaler, besonders neuraler Gebilde finden wir eine auffallende Parallele zu den menschlichen Teratomen, ebenso in der Seltenheit von Niere, Leber usw. oder in dem vollständigen Fehlen von Geschlechtszellen. Abweichend ist dagegen die Seltenheit von Zähnen in den experimentell erzeugten Teratomen. Dies ist weniger verwunderlich, wenn man bedenkt, dass sich die Xenopuszähne normalerweise sehr spät entwickeln und dass sie bei anderen Anurenarten überhaupt fehlen. Die Implantate weisen aber nicht nur eine Disharmonie der Ausbildung ihrer Teile auf, sondern ihre Organe und Gewebe stehen oft in äusserst atypischer Lage zueinander. Beispielsweise gibt es Gehirnteile, die von Chorda, Muskulatur, Bindegewebe oder drüsigem Epithel durchzogen sind.

3. Neoplastische und sekundäre Veränderungen in den Implantaten.

Belogolowy (1918), aber auch Duerken (1926) und Spemann (1942) und neuerdings Toendury (1947) „fanden bei ihren Experimenten Gewächse, die in vielen Punkten der Bildung von Neoplasmen gleichen.“ (Toendury, zit. nach Rotmann 1949). Als entscheidende Kriterien werden Infiltration und Zerstörung von Nachbargeweben genannt. Dies weist auf grundlegende Aenderung der Affinitäten der implantierten Gewebe vom Normaltypus hin (vgl. F. E. Lehmann 1945, S. 367 und 376). Von malignen Neoplasmen beim Menschen unterscheiden sich diese experimentell erzeugten Gewächse bei Amphibien durch den relativ gleich-

förmigen und wenig abgeänderten Habitus ihrer Zellen, ihr langsames Wachstum und seltenes Metastasieren [1].

Von 46 in Frage kommenden Praeparaten fand ich in 16 Fällen gewebliche Veränderungen vor, die den von DUERKEN und SPEMANN gefundenen weitgehend entsprechen, und die ich somit ebenfalls als neoplastische bezeichnen möchte. Es sind dies:

2 von 15 Gastrulaimplantaten
4 von 15 Neurulaimplantaten
10 (!) von 16 Embryoimplantaten.

BEISPIELE.

Bei einem ersten Beispiel wurde ein ganzer Embryo in eine alte Larve implantiert (op. 18.III.49, La E imp 6). Das grosse, relativ hoch organisierte Implantat (Abb. 2 *a*, *b*) zeigte nach dreimonatigem Wachstum an verschiedenen Stellen kleine Herde von Neoplasmen, so in einer Epidermiszyste (Abb. 2 *c*) und an einer Darmblase. Bei der ersteren ist ein Teil der Epidermis atypisch verändert. An einer Stelle durchbrechen kleine, wenig differenzierte Zellen die Cutis und dringen ins benachbarte Mesenchym ein, ohne in diesem eine entzündliche Reaktion auszulösen. Dasselbe gilt für einen Herd weiter caudal, wo dichtes neoplastisches Zellmaterial Darmepithel des Implantats und Wirtsepidermis infiltriert hat (Abb. 2 *d*).

Bei einem weiteren Beispiel — ebenfalls ein 3 Monate altes Embryoimplantat (op. 8.II.49, La E imp 2) — ist der vordere Teil des Implantats so stark durchsetzt von atypischen, z.T. sehr dichten Zellanhäufungen, dass die meisten der ursprünglichen Gewebe kaum mehr zu erkennen sind. Mehrfach ist auch die Cutis der Wirtsepidermis aufgelöst und durchbrochen. Ein Teil des Materials tritt durch eine Hautfistel nach aussen. Ausserdem findet man gestaute Blutgefässe und Nekroseherde, aber fast keine der grossen, mit Zelltrümmern beladenen Granulozyten, wie sie beim Zerfall xenoplastischer Gewebe zahlreich auftreten (ANDRES 1949).

[1] Es liegt kein zwingender Grund vor, ihnen deshalb den neoplastischen Charakter abzusprechen, wie dies ROESSLE (1943, zit. nach ROTMANN 1949) getan hat. Entzündliche Reaktionen, die wir regelmässig beim Zerfall xenoplastischer Gewebe beobachten konnten, sehen auch ganz anders aus (ANDRES 1949).

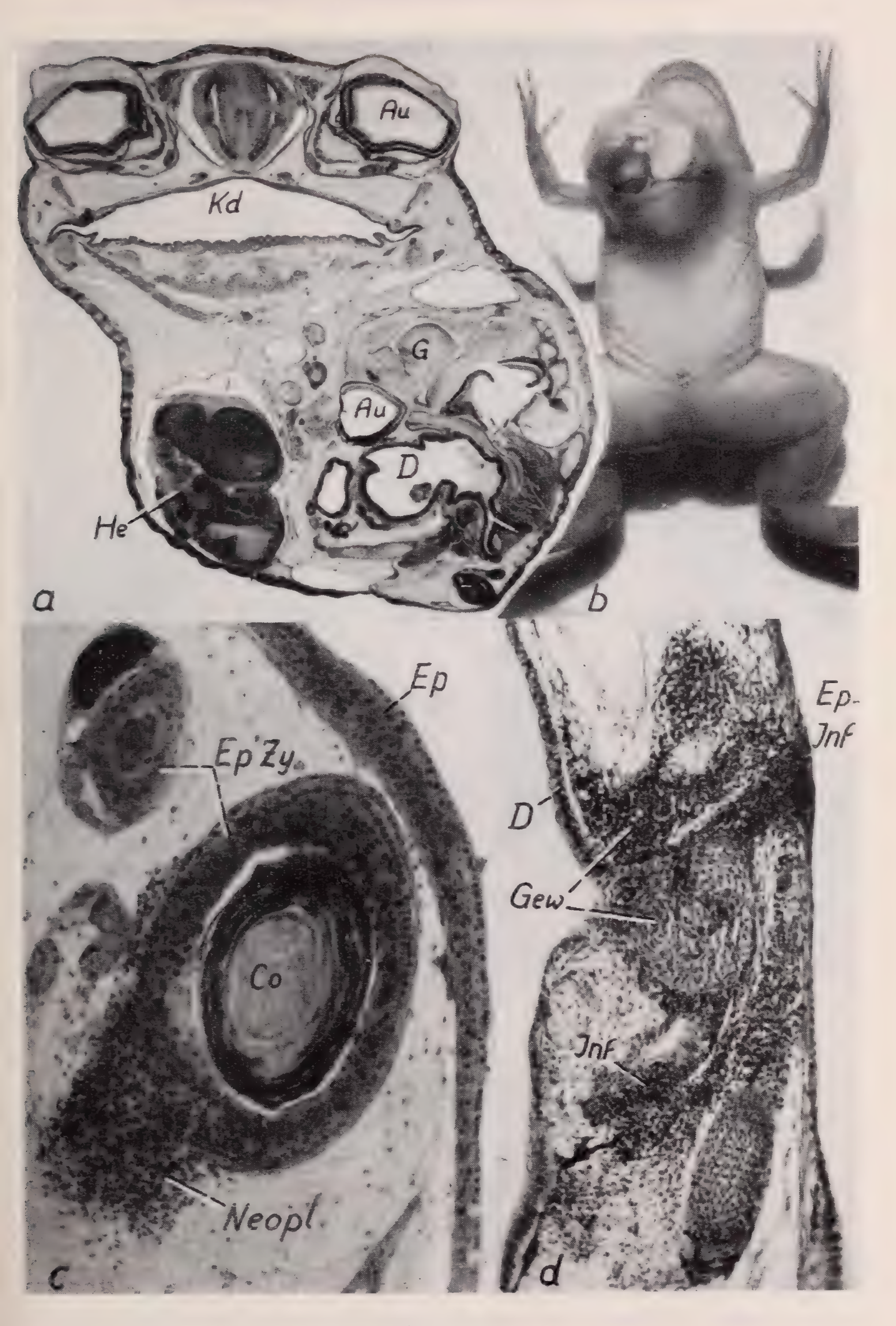


Abb. 2.

Xenopus mit Embryoimplantat, 3 Monate nach Op. *a)* Uebersichtsbild; getroffen atypisches Herz (He), Gehirn (G), Augenblasen (Au) und Darmblase (D). Ventral kleine Epidermiszyste. Diese in *c)* stärker vergrössert (Ep Zy), mit Hornschichten im Innern (Co) und Herd von ausschwärmenden neoplastischen Zellen (Neopl). *d)* Infiltration von Darmepithel des Implantats und Epidermis des Wirts durch ein undifferenziertes Gewächs (Gew).

Es kann hier nicht direkt entschieden werden, ob die Blutstauungen, Nekroseherde und Ulcerationen die Folge infiltrierenden Wachstums neoplastischer Gewebe sind, oder ob umgekehrt



ABB. 3.

Xenopus mit Embryoimplantat *a)* 17 Tage, *b)* 2 Monate und *c)* 3 Monate nach Op.; zwischen dem 2. und 3. Monat Bildung einer Fistel (Fis) mit austretendem Material. Dieser Bereich in *d)* geschnitten. G = Gehirn, Plex = atypischer Plexus chorioideus. Weiteres s. Text. Man beachte den Wachstumsstillstand beim Wirtstier zwischen dem 2. und 3. Monat.

mechanische Schädigung und mangelhafte Blutversorgung die atypischen Veränderungen der Gewebe erst sekundär verursachten. Aber auch dann hätte man es mit einer für das Problem bedeutsamen schweren Dauerschädigung zu tun, die nun ihrerseits die Bildung neoplastischer Gewebe begünstigen könnte.

Bei einem dritten Embryoimplantat (op. 5.II.49, La E imp 4) hat sich vorne in einem Epidermissack eine grosse und ziemlich normale Extremität gebildet, während hinten u.a. ein Gehirn entstanden ist. Hier erfolgte zwischen dem 2. und 3. Monat ein Ausbruch von Material aus dem Innern (Abb. 3 *a*—*c*). Im Schnitt findet man hier ausser Gehirnteilen gewuchertes, stark vaskularisiertes Plexusgewebe, teilweise durchmischt mit Meningen-, Nerven- und Gliamaterial, ausserdem zahlreiche, meist kleine, rundliche oder eckige lymphoide oder bindegewebige Zelltypen (Abb. 3 *d*). Vielerorts sind die Blutgefässe gestaut, von einem dichten Mantel kleiner Rundzellen umgeben, und die Gefässwände aufgelöst. Selten sind dagegen Granulozyten und Pyknosen.

Das vierte Beispiel zeigt einen Frosch, der zwei Monate nach der Operation (18.II.49., La E imp 6) tot aufgefunden und fixiert wurde. Das Implantat enthält Gehirn, Rückenmark, Chorda, Wirbel, Somiten und verschiedene grosse Blasen. Es ist sehr stark von atypischen, wenig differenzierten bindegewebigen Zellen durchsetzt (Abb. 4 *a*). Die postmortalen Veränderungen sind noch gering, denn gerade die Nervenzellen, die gewöhnlich als erste pyknotisieren, sind zumeist noch gut erhalten.

Aber auch verschiedene Organe des Wirts sind infiltriert: dorsal Kopfdarm, Ganglion V und Epidermis, weiter hinten eine grosse Arterie (Abb. 4 *b*) und die Schilddrüse. In der letzteren befinden sich neben dichten, teilweise nekrotischen Wucherungen normale kolloidhaltige Follikel und solche, die infiltriert werden (Abb. 4 *c*). Es ist naheliegend anzunehmen, dass derartige metastatische Gewächse mit infiltrierenden Wachstum auch den Tod des Wirts herbeigeführt haben.

Zusammenfassung.

1. In 150 Fällen wurde embryonales Gewebe von *Xenopus*, in der Mehrzahl ganze Gastrulae, Neurulae und Embryonen, in ältere Larven und kleinere Frösche der gleichen Art unter die Kehlhaut implantiert.

Die Implantate entwickelten sich zu 90% weiter, und zwar zu Beginn deutlich gehemmt (mechanisch: Pressungen, gestörte Topik;

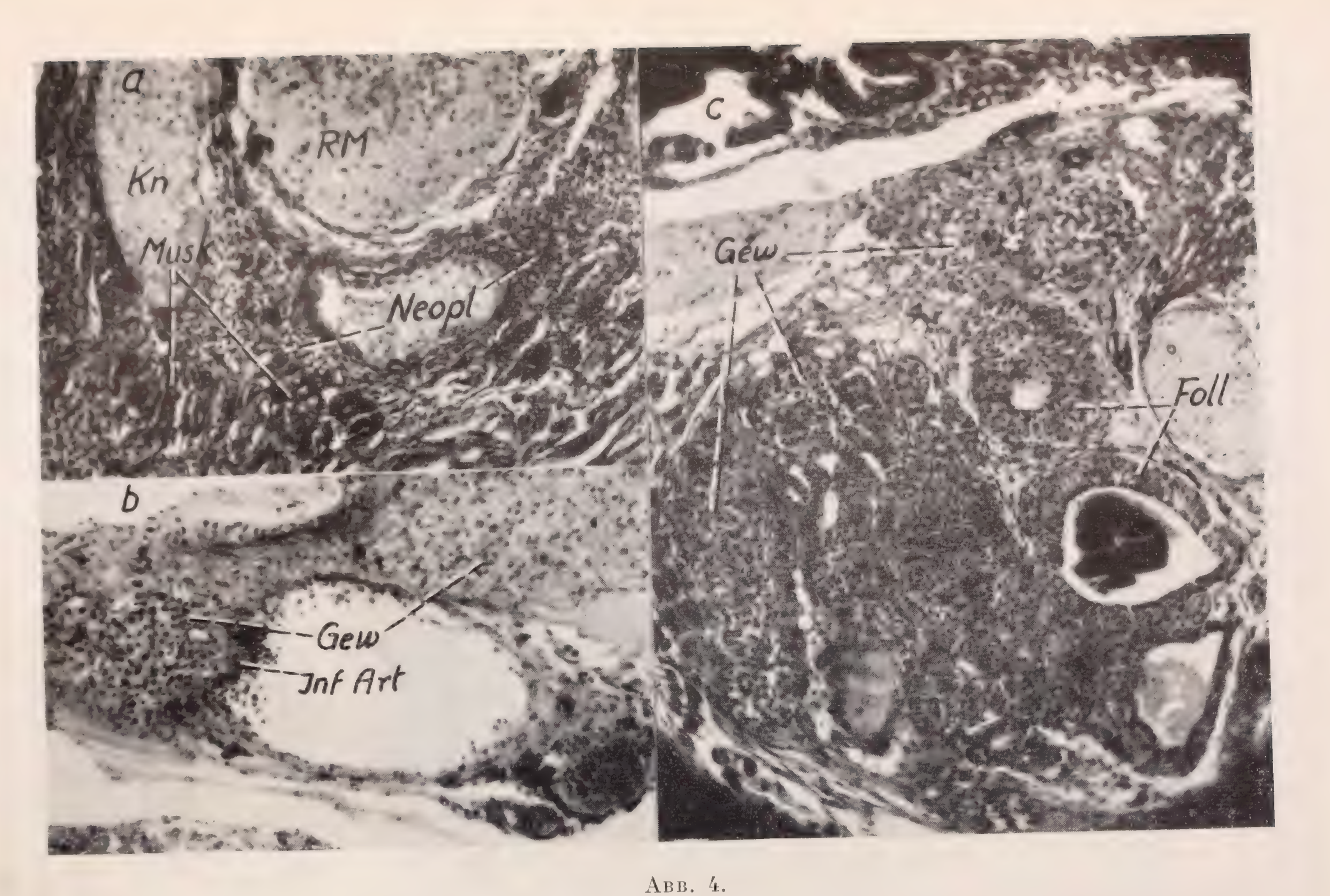


ABB. 4.

a) stark infiltriertes Embryoimplantat, 2 Monate nach Op. Kn = Knorpel, Musk = infiltrierte Muskulatur, RM = Rückenmark.

b) Metastatisches Gewächs im Wirt, welches grosse Arterie infiltriert (Inf Art).

Wirts mit metastatischen Gewächsen (Gew), normalen und infiltrierten Follikeln (Foll).

physiologisch: verzögerter Dotterabbau), nach Einwachsen von Blutgefässen des Wirts dagegen eher beschleunigt.

4. Der Bau der Implantate ist charakterisiert durch den Ausfall ganzer Organe und die stark gestörte Topik der übriggebliebenen Teile, wobei sich auffallende Parallelen zu den Teratomen beim Menschen ergeben.

4. In 16 Fällen fanden sich neoplastische Veränderungen in den Implantaten, die wie in den Versuchen von Duerken (1926) und Spemann (1942) infiltrierendes und zerstörendes Wachstum zeigten. Im 2 Fällen wurden Metastasen im Wirt festgestellt.

Weitere Untersuchungen, besonders Transplantationsexperimente, sollen zeigen, wie weit die Neoplasmen der *Xenopus*-Teratome echten Säugertumoren gleichzusetzen sind.

LITERATUR

1922. Anders, H. S. *Zur Frage der Entstehung maligner Blasteme beim Kaltblüter durch Implantation embryonalen Materials nach Belogolowy.* Verh. naturforsch. Ges. Rostock, Juli 1922.

1949. Andres, G. *Untersuchungen an Chimären von Triton und Bombinator. Teil I, Entwicklung xenoplastischer Labyrinthe und Kopfganglien.* Genetica, 24.

1918. Belogolowy, G. *Die Entwirkung parasitären Lebens auf das sich entwickelnde Amphibienei (den „Laichball")* Roux's Arch. 43.

1922. Bierich, R. *Die Resultate der intraabdominalen Implantation von Kaltblüterembryonen in den erwachsenen artgleichen Organismus.* Roux'Arch. 50.

1926. Duerken, B. *Das Verhalten embryonaler Zellen im Interplantat.* Roux'Arch. 107.

1939. Gasche, P. *Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung von Salamandra salamandra L. mit besonderer Berücksichtigung der Winterphase, der Metamorphose und des Verhaltens der Schilddrüse (Glandula thyreoidea).* Rev. Suisse Zool., 46.

1937. *Handbuch der speziellen pathol. Anatomie und Histologie*, Bd. 7/ Teil III. J. Springer,Berlin.

1945. Holtfreter, J. *Differential inhibition of growth and differentiation by mechanical and chemical means.* Anat. Rec., 93.

1945. Lehmann, F. E. *Einführung in die physiologische Embryologie.* Birkhäuser, Basel.

1942. Needham, J. *Biochemistry and Morphogenesis.* Cambridge Univ. Press.

1949. Rotmann, E. *Das Induktionsproblem in der tierischen Entwicklung.* Aerztliche Forschg. 3, Heft 9.

1942. Spemann, H. *Ueber das Verhalten embryonalen Gewebes im erwachsenen Organismus.* Roux' Arch. 141.

Tome 57, nº 2 — Février 1950

Entwicklungsphysiologische Analyse von Teratomen[1]

von

F. E. LEHMANN

(Zoologisches Institut der Universität Bern. Mit Unterstützung der Stiftung Dr. J. DE GIACOMI der S.N.G.)

I. Harmonische und chaotische Anormogenesen

Die Missbildungen, die bei Wirbeltieren und dem Menschen vorkommen, können zunächst zwei grossen Kategorien zugeteilt werden: den harmonischen und den chaotischen Anormogenesen. Zu den harmonischen Typen sind alle Typen zu rechnen, die als unvollständige Realisationsstufen (LEHMANN 1948) von Embryonen oder Organkomplexen zu betrachten sind, wie etwa zyklopische Köpfe oder Beine mit verminderter oder vermehrter Zehenzahl. Ein ganz anderes Bild bieten die chaotischen Anormogenesen, wie sie schon in vielen entwicklungsmechanischen Experimenten an Amphibienkeimen zu Stande kommen, z. B. in Ektodermblasen, in denen sich lebender Organisator befindet und der an der normalen Gastrulation verhindert wurde. Es genügt demnach schon eine Störung der normalen Gestaltungsbewegungen, die eine abnorme Topographie normaler Organisatoren nach sich zieht, um recht chaotische Gebilde entstehen zu lassen. So wurden sehr häufig unregelmässig gelagerte und gebaute Hirnteile, die entweder zu wenig oder zu viele Sinnesorgane besitzen, wie Nasen, Augen, Labyrinthe, vor allem von HOLTFRETER beobachtet.

---

[1] Mitgeteilt an der Sitzung der Zoologischen Sektion der SNG in Lausanne am 5. September 1949.

Demnach sind für das Zustandekommen eines normalen Embryos neben induktiven und selbstorganisatorischen Leistungen vor allem auch topogenetische Vorgänge von grosser Bedeutung. Nun ist für chaotische Bildungen bezeichnend, dass nicht nur die Ordnung organoider Gewebekomplexe stark gestört ist, sondern dass auch die Proportionen dieser Gebilde ganz anders sein können als in der normalen Entwicklung. In der normalen Entwicklung scheint eine ganz bestimmte Ordnung der Konkurrenz zwischen den einzelnen Organsystemen zu herrschen, die für die normale Proportionierung verantwortlich sein dürfte. Im einzelnen ist darüber noch sehr wenig bekannt. Die auffallend gestörten Proportionen der chaotischen Anormogenesen geben eine Möglichkeit, diese Faktoren zu fassen. Ferner wird festzustellen sein, in welchem Konkurrenzverhältnis eine solche Missbildung zu ihrem normal gebauten Wirtskeim steht. Diese Fragen lassen sich an den bei *Xenopus* erzeugten Teratomen untersuchen. Neben den allgemein entwicklungsphysiologischen Fragen, die die Analyse der chaotischen Gebilde stellt, verdient auch der Umstand Beachtung, dass beim Menschen entsprechende Bildungen nicht selten im Ovar gefunden werden. Diese werden nach HEIJL (1921) unter dem Begriff „Teratom" zusammengefasst. Wir möchten in Anlehnung an diese Umschreibung ganz allgemein die chaotischen Anormogenesen bei Wirbeltieren, die spontan auftreten oder experimentell aus Embryonalgeweben erzeugt werden können, als Teratome bezeichnen.

Schliesslich sei auch noch hervorgehoben, dass tierische wie menschliche Teratome sich in infiltrierende Neoplasmen umwandeln können.

Eine systematische Untersuchung über die Entstehung der Teratome steht noch aus, obwohl in verschiedenen Arbeiten von BELOGOLOWY, DUERKEN, SPEMANN, BRIGGS u. a. bereits wertvolle Ansätze vorliegen. Nachdem einige Vorversuche an *Xenopus* ergeben hatten, dass Keime, die in die Augenhöhle von Larven transplantiert wurden, z. T. recht umfangreiche Geschwülste bildeten, hat G. ANDRES auf meine Anregung mit einem etwas modifizierten Verfahren (s. vorstehende Mitteilung) Teratome in grosser Zahl erhalten. Ihre Entwicklung kann wenigstens teilweise auch beim lebenden Tier verfolgt werden. Damit ist ein weiterer Weg erschlossen, die Genese der Teratome zu erforschen.

II. Aufhebung der normalen Topik und Ausfall von Organen.

Allen von Andres untersuchten Fällen ist gemeinsam, dass die charakteristische Topik der Organe in den Teratomen weitgehend fehlt. Daran dürfte einmal die ungünstige Lage der weichen Keime zwischen den Schichten des Kehlbodens schuld sein. Insbesondere die Gastrulastadien werden flachgedrückt, viel Entodermmaterial geht verloren, eine normale Gastrulation scheint zu unterbleiben. Dagegen bilden diese Keime, offenbar unter dem induzierenden Einfluss der Nachbarschaft, grosse, unregelmässige Neuralgebilde. Im Ganzen zeigen die aus Gastrulamaterial entstandenen Teratome Bilder, die verwandt sind denen, die bei Anwendung abnormer Induktoren erhalten werden.

Ueberraschend war der Befund, dass sogar ganze Neurulae und Embryonen nicht im Stande sind, sich normal weiter zu entwickeln. Auch hier scheint die Aufhebung der normalen Topik eine Hauptrolle zu spielen. Sehr bald nach der Implantation löst sich nämlich die Epidermis ab und bildet Blasen, wobei die ehemalige Aussenfläche das Lumen der Blase begrenzt. Ein Teil des Entoderms wird auch hier abgestossen und geht später zu Grunde. Damit wird auch die ursprüngliche Ordnung der embryonalen Blasteme weitgehend aufgehoben. Dazu kommt wohl ein dauernder Druck (hier von beiden Blättern der Kehlbodens), der, wie Holtfreters Versuche zeigen, ebenfalls eine normale Gestaltung beeinträchtigt. Analoge ungünstige Verhältnisse dürften auch im menschlichen Ovar für solche Keime vorliegen, die dort ihre Entwicklung beginnen. So kämen für die abnorme Topik dieser menschlichen Teratome als entscheidende Faktoren vermutlich ebenfalls die ungünstigen Lageverhältnisse in Frage, zusammen mit der veränderten biochemischen Situation (Lage in Lymphe).

III. Aufhebung der normalen Proportionen und das Phaenomen des konkurrierenden Wachstums.

Bei den Teratomen ist aber nicht nur die Topik der vorhandenen organoiden Bildungen gestört und durch den Ausfall verschiedener Organe verzerrt, sondern es sind meist auch die Proportionen der

vorhandenen Gebilde stark atypisch. In der Regel sind epidermale Gebilde (geschlossene Blasen) und besonders neurale gut entwickelt und differenziert. Auch Bindegewebe, Knorpel und Knochen sowie Muskeln sind meist in grösserer Menge vorhanden. Besonders auffällig ist in manchen Fällen reichliches Schilddrüsengewebe. Auch bei menschlichen Teratomen scheint dieses oftmals hoch differenziert zu sein. Unternormal ist meist das Nierengewebe. Darm und seine Anhangsorgane sind, wenn überhaupt vorhanden, kümmerlich entwickelt, Keimdrüsenanlagen haben wir bis jetzt nicht beobachtet. Die Ursachen dieser Proportionsverschiebungen sind noch kaum zu erkennen. Die Vaskularisierung durch den Wirt erfolgt ziemlich bald nach der Implantation. Welche Faktoren dann bewirken, dass z. B. Nervensystem und Schilddrüse besonders gut wachsen, und sich differenzieren und dabei andere Anlagen auskonkurrenzieren, kann noch nicht gesagt werden. Interessant ist immerhin, dass bei den Teratomen von *Xenopus* eine ähnliche Rangfolge in der Konkurrenz besteht wie bei den Teratomen des Menschen.

In zahlreichen Fällen scheint das Wachstum des implantierten Keimes nach einer gewissen Inkubationszeit rascher als dasjenige des Wirtes zu verlaufen. Das ganze Teratom verhält sich wie ein Parasit, der grosse Mengen von Nährstoffen an sich reisst. Nach einigen Monaten kann das positiv allometrische Wachstum zum Stillstand kommen und isometrisch zum Wirt werden. Allerdings können Phasen isometrischen Wachstums in seltenen Fällen von einem neuen Schub positiv allometrischen Wachstums gefolgt sein.

IV. Die Bildung neoplastischer Zelltypen.

Bei menschlichen Teratomen ist in wenig zahlreichen Fällen gefunden worden, dass sie zu infiltrierenden Neoplasmen entarten können. Für die Amphibien ist die Situation immer noch umstritten, obwohl die Arbeiten von Belogolowy, Duerken, Spemann und Briggs deutliche Hinweise bringen, dass auch bei den Amphibien unter gewissen Umständen aus ursprünglichem Embryonalgewebe infiltrierende Neoplasmen hervorgehen können.

Die Befunde von Andres deuten in der gleichen Richtung. Merkwürdigerweise haben die zahlreichen, z. T. mehrere Monate alten Teratome, die aus Gastrulae hervorgingen, bis jetzt nur sehr

wenige neoplastische Veränderungen gezeigt, im Gegensatz zu unseren Erwartungen, die wir auf die Befunde von SPEMANN gestützt hatten. Dagegen entwickelten sich aus Keimen, die erst auf dem Stadium des Embryos implantiert worden waren, in grösserem Prozentsatz Neoplasmen.

Zunächst rechtfertigen die histologischen Bilder diese Bezeichnung: rundzellige Proliferationen von atypischer Struktur, die ohne Rücksicht auf histologische Grenzen wachsen, Nachbargewebe durchwuchern, Bindegewebsmembranen auflösen, in Lumina oder nach aussen unter Ulcerationserscheinungen durchbrechen. Charakteristisch ist ferner der Beginn in kleinen Herden (z. B. Epidermisblasen oder Nervensystem), die zunehmende Infiltration anderer Organe, ohne entzündliche Reaktionen und ohne Auftreten von Granulozyten, die Bildung einzelner Metastasen im Wirt, wobei normale histologische Strukturen aufgelöst werden, schliesslich schwere metastatische Schäden im Wirt und Tod.

Die Auslösung der Neoplasmen ist im vorliegenden Falle zunächst noch nicht fassbar. Aber bei der relativen Häufigkeit besteht die Aussicht auf eine genauere Analyse der beteiligten Faktoren. Es ist wesentlich, dass jüngere Keime eine sehr geringe Tendenz zu neoplastischer Entartung zeigen, während die als Embryonen implantierten Keime zur Bildung infiltrierender Gewächse neigen. Bei diesen Stadien liegt histologisch bereits weitgehend festgelegtes Gewebe mit starken Wachstumstendenzen vor, das offensichtlich in einer besonders kritischen Phase für längere Zeit unter ganz abnormen Bedingungen (anfänglich mangelnde Vakularisation und damit mangelnde O_2-Versorgung sowie CO_2- Stauung) existieren muss. Solche s u b l e t a l e n D a u e r s c h ä d i g u n g e n, die in verschiedenen Fällen bei der Genese von Neoplasmen massgebend beteiligt zu sein scheinen, können auch hier eine Rolle spielen (s. a. FIROR and GEY zit. nach ROTMANN).

Eine besonders interessante Frage ist die, ob bei der neoplastischen Transformation der Zellen eine erbliche plasmatische oder chromosomale Veränderung der beteiligten Zellen erfolgt. Es erscheint als nicht ausgeschlossen, dass die von ANDRES gefundene Methode, wenn sie sich weiterhin bewährt, zu einer Abklärung dieser Fragen beitragen kann.

LITERATUR

1950. Andres, G. *Experimentelle Erzeugung von Teratomen bei Xenopus.* Revue suisse Zool., T. 57, nº 1.

1937. Henke-Lubarsch. *Handbuch d. spez. Path. Anatomie und Histologie*, 7. Band, Springer, Berlin.

1945. Holtfreter, Joh. *Differential inhibition of growth and differentiation by mechanical and chemical means.* Anat. Rec. *93.*

1945. Lehmann, F. E. *Einführung in die physiol. Embryologie.* Birkhäuser, Basel.

1948. —— *Realisationsstufen in der Organogenese als entwicklungsphysiologisches und genetisches Problem.* Arch. Klaus — Stiftg. *23*: 568-573.

1937. Miller, John. *Weibliche Geschlechtsorgane, 3. Teil. Die Krankheiten des Eierstockes. (Handbuch d. spez. pathol. Anat. u. Histologie*, Bd. 7, Teil III.)

1948. Needham, J. *Biochemistry and Morphogenesis.*

1949. Rotmann, E. *Das Induktionsproblem in der tierischen Entwicklung.* Aerztl. Forschung, 3. Jahrg.: 209-225 (Lit. über Tumoren b. Amphibien).

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE 16
Tome 57, nº 3. — Février 1950

Zoologische Anstalt der Universität Basel
Vorsteher: Prof. Dr A. Portmann

Transitorische Verschlüsse von Fernsinnesorganen in der Embryonalperiode bei Amnioten

von

Rudolf WEBER

aus Basel

Mit 39 Textabbildungen und 4 Tabellen.

INHALT

1. Einleitung.

In mehreren Arbeiten über die Ontogenese der Vögel, wobei auch die Erscheinungen bei Reptilien und Säugern berücksichtigt werden, weist Portmann (1935, 1938 *a/b*, 1942) auf das Vorkommen verschiedener Ontogenesetypen hin, die sich in gesetzmässiger Weise bestimmten Gruppen zuordnen lassen. Die Interpretation der Tatsachen erfolgt einerseits in evolutiver Richtung, indem die Formen der Ontogenese als mögliche Evolutionsschritte dargestellt werden (Portmann 1938 *a/b*), andererseits bleibt die Deutung im Bereiche der vergleichenden Morphologie, sodass die Ontogenesetypen als Korrelationen zur „Ranghöhe" der Adultform erscheinen.

Neben den Entwicklungsweisen geht auch deren Ergebnis, die Jugendgestalt, in die Betrachtung ein. Für die Klassifizierung von Jugendzuständen verwendet Portmann (1938 *a/b*, 1939, 1942) unter anderen die epidermalen Verschlüsse der Augenlider und des Aussenohrs als Kriterien verschiedener Wertigkeit, um die Nesthockerformen der Vögel von denjenigen der Säuger zu sondern. Damit erlangen die erwähnten Verschlüsse eine besondere Bedeutung, die über ihre mögliche Rolle als Anpassungen an bestimmte ökologische Verhältnisse hinausgeht.

Wir folgen dem Gedanken, Beziehungen zwischen dem Ontogenesemodus und der zugeordneten Reifeform zu ermitteln und versuchen, in der Erfassung der „morphologischen Wertigkeit" embryonaler Merkmale zur Klärung dieser Fragen beizutragen.

In der vorliegenden Arbeit befassen wir uns mit den Erscheinungen des embryonalen Nasenverschlusses bei Vögeln anhand eines Vergleichs von Arten, die in ihrer systematischen Stellung auffällig voneinander abweichen. In diesem Zusammenhang drängt es sich auf, die entsprechenden Verschlüsse bei Reptilien und Säugetieren als Vertreter der niedrigeren und höhern Organisationsstufe innerhalb der *Amniota* zu berücksichtigen. Endlich werden wir die Erscheinungen der „amniotischen Verschlüsse" prüfen, wie sie bei vielen Vögeln und Säugetieren vorkommen.

So ergibt sich eine Klassifikation von äusserlich ähnlichen Erscheinungen. Der Vergleich wird zeigen, in welchem Masse wir solche embryonale Verschlussbildungen als Ontogenesekriterien verwenden dürfen.

Die Frage nach der „morphologischen Wertigkeit" der erwähnten Verschlüsse lässt sich nur aus ihrer Entstehungsgeschichte entscheiden. Es ist dabei notwendig, generelle Probleme der Integumententwicklung zu diskutieren, im besonderen die Erscheinungen des Periderms und der Verhornung sowie die Bedeutung primär vorkommender Symplasmen.

Die Arbeit ist unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. A. Portmann entstanden. Ich schulde meinem verehrten Lehrer grossen Dank für

die vielen Anregungen und das Interesse, das er meinen Untersuchungen stets entgegengebracht hat.

2. Literatur über embryonale Verschlussmechanismen der *Amniota*.

Peter (1906) bezeichnet die Verklebung epithelialer Gänge als eine bei Embryonen der *Amniota* verbreitete Erscheinung. Umso erstaunlicher ist es, dass solche Bildungen, abgesehen vom auffälligen Lidverschluss der Säugerembryonen, bisher kaum untersucht worden sind. Eine Fülle mehr zufälliger Beobachtungen liegt vor; sie beziehen sich aber zur Hauptsache nur auf die makroskopischen Verhältnisse. Wir fassen die wichtigsten Angaben nach Sinnesorganen geordnet zusammen:

a. *Der embryonale Nasenverschluss.*

Bei Reptilien sollen die Nasenöffnungen bis kurz vor der Geburt mit epidermalem Füllgewebe verstopft sein (Born 1883 Ringelnatter, Peter 1906 Zauneidechse).

An Vögeln werden die gleichen Erscheinungen erwähnt (Born 1879, Keibel und Abraham 1900 Huhn, Abraham 1901 Wellensittich, Grosser und Tandler 1909 Kiebitz). Die epidermale Natur des Verschlusses beschreibt Cohn (1903) für Hühnerembryonen, während die Untersuchungen von Lewin (1903) am Felsenpinguin und diejenigen von Branca (1907) am Huhn den peridermalen Charakter des Füllgewebes nahelegen.

Keibel (1906) beschreibt auffällige Epithelwucherungen in den Narinen von Bovidenembryonen, was Wachnitz (1939) veranlasste, den Nasenverschluss an Embryonen vom Hausrind zu untersuchen. Dabei weist er die epidermale Beschaffenheit der Verschlusspfröpfe nach und gibt einige Hinweise auf den histologischen Aspekt der Füllgewebereduktion.

Aus diesen Angaben müssen wir ableiten, dass der Nasenverschluss offenbar eine generelle Erscheinung in der Embryonalperiode der *Amniota* darstellt. Dies bezieht sich zunächst nur auf die makroskopischen Verhältnisse; die histologischen Vorgänge bedürfen noch einer genauen Abklärung. Für Reptilien und Vögel gibt es keine konsequente Darstellung der makroskopischen und histologischen Vorgänge. Die Untersuchungen von Wachnitz (1939) enthalten wohl eine klare Beschreibung der Genese des Nasenverschlusses, in Bezug auf die Histogenese aber fehlen für uns wichtige Einzelheiten.

b. *Der Verschluss von Auge und Ohr.*

Diese Verschlusseinrichtungen, die einzig bei Vögeln und Säugetieren vorkommen, sind zum Teil in ihren makroskopischen

und histologischen Erscheinungen dargestellt worden. So erfolgt der Lidverschluss beim Haussperling als einfache Verklebung der Lidränder (SLONAKER 1921), eine Erscheinung, die bei den Passeres die Regel ist und die in der Verklebung der Wände des äusseren Gehörganges eine Entsprechung findet (PORTMANN 1938 *a*).

Übereinstimmend wird bei Säugetieren der Augenverschluss als eine epidermale Verwachsung der Lidränder beschrieben (ASK 1908, Mensch, Katze, VIRCHOW 1910 Mensch, ADDISON & HOW 1921 Ratte, GUIEYSSE-PELLISSIER 1937 Maus). Der Lösungsvorgang ist abhängig vom Reifezustand der Epidermis (ADDISON & HOW 1921) und fällt zeitlich mit der Funktionsbereitschaft der inneren Teile des Auges zusammen. Die Lösung der Lidränder beruht im allgemeinen auf einem von aussen nach innen, durch die zentrale Zone der Lidnaht fortschreitenden Verhornungsprozess. ASK (1908) betont die besondere Art des Reduktionsvorganges, der sich grundsätzlich vom Zerfall von Epidermiszellen unterscheidet; er erwähnt die Kontinuität in der Verhornung der Verwachsungszone und der äusseren Lidhaut.

Eine weit grössere Mannigfaltigkeit manifestiert sich in den Erscheinungen des Ohrverschlusses. Nach URBANTSCHITSCH (1878) folgt der epidermalen Verwachsung des äusseren Gehörganges eine solche der basalen Teile der Ohrmuschel (Kaninchen, Schwein) oder diese bleibt nach vorne umgeschlagen, sodass ihre Innenfläche mit der Mündung des äusseren Gehörganges verwächst (Maus, Katze). Die Arbeit von ROLAND (1934) gibt für die weisse Maus eine histologische Darstellung des Ohrverschlusses. Daraus geht hervor, dass die Ablösung der Ohrmuschel und die Entstehung des Lumens im äusseren Gehörgang durch einen Verhornungsprozess bewirkt werden. Ausserdem findet sich der Hinweis, dass die Entstehung und die Lösung von Augen- und Ohrverschluss zeitlich wie auch in den histologischen Erscheinungen weitgehend übereinstimmen.

Die Übersicht ergibt zunächst einen klaren Unterschied in der Struktur der erwähnten Verschlüsse bei Vögeln und Säugetieren, worauf PORTMANN (1938 *a*/*b*, 1942) mehrfach hingewiesen hat. Augen- und Ohrverschluss entstehen immer embryonal, während der Lösungsvorgang im Falle der Nesthockerformen erst mehr oder weniger lange Zeit nach der Geburt einsetzt. Die Deutung der in die postembryonale Phase übernommenen Verschlüsse als Schutzeinrichtungen („amniotische Verschlüsse“) für nicht ausdifferenzierte Sinnesorgane ist unumstritten.

Bei allen diesen Arbeiten handelt es sich um Einzeldarstellungen, ohne dass die verschiedenen Möglichkeiten der Verschlussbildungen miteinander verglichen werden. Sie geben uns wertvolle Einzelheiten, sodass wir nur anhand einiger Stichproben die histologische Situation von Augen- und Ohrverschluss prüfen müssen.

3. Die Wertung embryonaler Merkmale.

Es hat nicht an Versuchen gefehlt, in den Ontogenesen und einzelnen Stadien von solchen mehr zu sehen als bestimmte Möglichkeiten von Entwicklungsabläufen oder Formzuständen. Ontogenetische Merkmale lassen sich, je nach dem Standpunkt, in verschiedener Weise darstellen:

a. *Die evolutive Wertung embryonaler Merkmale.*

Die Ergebnisse vergleichend-embryologischer Untersuchungen wurden vielfach für die Ableitung phylogenetischer Gesetzmässigkeiten herangezogen. So unternimmt Sewertzoff (1931) auf Grund eines reichen Tatsachenmaterials den Versuch, Beziehungen zwischen der Ontogenese und Phylogenese bei Wirbeltieren aufzuzeigen. In seiner Theorie der Phylembryogenese wird der Individualentwicklung eine zentrale Bedeutung beigemessen, da diese nach Sewertzoff zeigt, wie und wann sich die phylogenetischen Veränderungen von Organen in der Ontogenese vollziehen. Als eine Voraussetzung für derartige Veränderungen werden embryonale Variationen in der Organogenese angeführt. So ergibt die Summierung von regulierbaren embryonalen Variationen sog. provisorische Merkmale oder Organe, die nur auf frühen Stadien der Entwicklung auftreten und daher an der Adultform nicht mehr in Erscheinung treten. Die Summierung der nicht regulierbaren Embryonalvariationen kann zu einer Abänderung der ersten Organanlagen führen, sodass sprungartig neue, bei den Vorfahren fehlende Merkmale oder Orimente von Organen auftreten.

Neben formalen Variationen werden auch zeitliche Verschiebungen in der Organogenese in evolutivem Sinne interpretiert. Solche Heterochronien (Mehnert 1897) äussern sich in einer beschleunigten oder verzögerten Anlage von Organen, wobei deren Struktur und Funktion weitgehend erhalten bleibt. Der erste Modus deutet auf eine progressive Evolution hin, während der zweite als ein Zeichen regressiver Evolution aufzufassen wäre.

Schliesslich muss noch der Begriff der „umwegigen Entwicklung" (Nauck 1934) erwähnt werden, da Wachnitz (1939) in seinen Folgerungen hier anschliesst. Unter „umwegiger Entwicklung" als ein in der Ontogenese erkennbares Prinzip versteht Nauck das Einschieben eines unähnlichen Zwischenstadiums zwischen einen Anfangs- und einen Endzustand, die formal weitgehend übereinstimmen. Solche Umwege in der Formbildung beruhen meist auf einer Anpassung an veränderte Entwicklungsbedingungen.

Die Bedeutung ontogenetischer Merkmale für das Evolutionsgeschehen kann nur nach sorgfältiger Auswahl der Kriterien und anhand

eines grossen Vergleichsmaterials einigermassen befriedigend erfasst werden. Die in der Literatur bestehenden Kontroversen deuten darauf hin, wie sehr subjektive Momente die Formulierung evolutiver Gesetzmässigkeiten bestimmen. Ontogenetische Merkmale können in evolutivem Sinne gedeutet werden. Die Voraussetzung aber bildet eine exakte Analyse, welche die morphologischen Beziehungen zwischen den betreffenden Merkmalen aufdeckt.

Wir sehen von der evolutiven Fragestellung ab und versuchen, eine möglichst objektive Ordnung der zu untersuchenden Verschlussbildungen auf vergleichend-morphologischer Basis, wobei wir uns von den nachstehenden Überlegungen leiten lassen.

b. *Der vergleichend-morphologische Standpunkt.*

Die embryonalen Merkmale lassen sich auf objektive Weise ordnen, sofern wir eine adäquate und sicher bestimmbare Bezugsgrösse finden können. In unserm Falle, wo wir die „morphologische Wertigkeit" von Strukturen ermitteln, ist es zweckmässig, von ihrer Entstehung auszugehen. Je nach dem Grade der „formalen Entfernung" vom Anlagezustand lassen sich die Strukturen als eine Reihe mit graduell zunehmender Komplikation darstellen.

Indessen stellt die Frage nach der Wertigkeit ein Problem dar, das der Abklärung bedarf. Am einfachsten gestaltet sich die Bestimmung der „morphologischen Wertigkeit" an homologen Strukturen oder Organen, und zwar sehen wir 2 Möglichkeiten des Vorgehens:

1. *Der Vergleich abgeschlossener Formzustände* (statisch).

Diese statische Methode des Formenvergleichs, die schon oben angedeutet wurde, ordnet Strukturen nach steigender Komplikation, indem sie sich der Sukzession der Entwicklungszustände als Vergleichsgrösse bedient. Die „morphologische Wertigkeit" ergibt sich dann aus dem „formalen Abstand" vom einfachen Zustande der Anlage.

2. *Die Wertung von Entwicklungsgängen* (dynamisch).

Hier verfolgen wir die Entstehung der Strukturen in Abhängigkeit von der Zeit. Als Norm dient der einfachste Entwicklungsgang einer Gruppe von homologen Strukturen, wobei zu beachten ist, dass auch abgeleitete Entwicklungsabläufe einfach erscheinen können. Als Abweichungen von der Norm sind Beschleunigungen und Verzögerungen zu erwarten; sie stellen in jedem Falle abgeleitete Zustände dar.

Die „morphologische Wertigkeit" lässt sich demnach einführen für die Ordnung homologer Strukturen und ihre Entstehungsweise. Sie hat den Vorteil einer deskriptiven Wertung, die sich jederzeit verifizieren lässt.

4. Material und Technik.

Die Embryonen von Star, Wachtel und Alpensegler mussten Gelegen im Freien entnommen werden. Die Sammeltätigkeit war jeweilen nur auf die erste Zeit der Brutperiode beschränkt, sodass die Nachgelege von unseren Eingriffen verschont blieben. Ebenfalls achteten wir darauf, bei der Entnahme der Gelege die Altvögel möglichst wenig zu stören. Beim Einbringen von Material wurde ich von befreundeten Ornithologen tatkräftig unterstützt. Ihnen allen bin ich zu Dank verpflichtet.

Das Wellensittichmaterial konnte aus einer Population, die in der Zoologischen Anstalt gehalten wird, entnommen werden. Bei diesen Embryonen liess sich das Alter mit befriedigender Genauigkeit ermitteln.

Wenn wir Entwicklungsabläufe vergleichen wollen, so ist die genaue Kenntnis des Alters der Embryonen eine wichtige Voraussetzung. Daher bemühten wir uns, das im Freien gesammelte Material genau zu datieren. Je nach den äusseren Umständen (Zahl der verfügbaren Gelege, Zugang zu den Nistorten) gingen wir verschieden vor: Vielfach gestatteten regelmässige Kontrollen der Nistorte eine Ermittlung des Zeitpunktes der Eiablage. Solche Gelege wurden in der Zoologischen Anstalt im Brutschrank bei 39° C weiter bebrütet und in bestimmten Zeitintervallen einzelne Stadien fixiert. Wir erhielten dadurch Normalstadien, deren Alter die Dauer der künstlichen Bebrütung angibt. Fixierte Embryonen unbekannten Alters liessen sich anhand der Normalserien zwanglos einordnen. In andern Fällen, besonders bei stark angebrüteten Gelegen, erfolgte die Datierung der früher daraus fixierten Stadien vom Zeitpunkt des Schlüpfens an. Dies lässt sich durchführen, da für alle untersuchten Arten die Brutdauer hinreichend bekannt ist.

Als Genauigkeit der Altersangabe für die untersuchten Embryonen sind die folgenden Grenzen zu beachten:

Wellensittich (*Melopsittacus undulatus* Shaw) . .	± 6 h.
Star (*Sturnus vulgaris* L.)	± 12 h.
Wachtel (*Coturnix coturnix* L.)	± 24 h.
Alpensegler (*Apus melba* L.)	± 24 h.

Die Embryonen der Ringelnatter (*Natrix natrix* L.) entstammen 2 Gelegen, die in beinahe frisch abgelegtem Zustand in die Zoologische Anstalt gebracht wurden. Die Bebrütung erfolgte im Thermostaten bei 30° C und wassergesättigter Atmosphäre. Beide Gelege schlüpften nach genau 30 Tagen. Da diese Brutdauer gegenüber der natürlichen verkürzt ist, charakterisieren wir die Embryonen durch ihre Länge; sie lassen sich dadurch mit normal erbrüteten Stadien vergleichen.

Da es sich als notwendig erwiesen hat, ebenfalls die Säuger in die Untersuchungen einzubeziehen, sammelten wir im Schlachthaus Basel Embryonen vom Hausschwein *(Sus scrofa domesticus* L.*)*. In Bezug auf dieses Material waren wir in hohem Masse vom Zufall abhängig. So war es unmöglich, ganz junge Stadien zu bekommen, da diese beim Schlachten vielfach übersehen werden. Ältere Stadien (über 15 cm Steiss-Scheitellänge) konnten wir in frischem Zustand keine erhalten. Solche wurden uns aus den Sammlungen der Veterinär-anatomischen Institute von Zürich und Bern überlassen. Für das Entgegenkommen schulde ich den Herren Prof. Dr. E. Seiferle und Prof. Dr. H. Ziegler grossen Dank.

Zum Fixieren des Materials verwendeten wir das „susa"-Gemisch sowie die Pikrinsäuregemische in den Modifikationen von Bouin und Duboscq. Die grossen Säugerembryonen wurden in 10% Formollösung eingelegt. Die histochemischen Reaktionen (Keratohyalin-Nachweis) wurden an Material vorgenommen, das in absolutem Alkohol fixiert und sofort in Paraffin übergeführt wurde.

Für die Herstellung der Schnittpräparate mussten die Objekte von älteren Stadien der Ringelnatter und der Vögel mit dem ClO_2-HNO_3-Gemisch (Drahn) enthornt werden. Das Material von grösseren Schweineembryonen wurde in alkoholischer Salpetersäure entkalkt. Nach dieser Vorbehandlung wurden diese Objekte, wie alle andern, nach der Methylbenzoat-Celloidin-Methode (Peterfi) in Paraffin übergeführt. Diese Methode hat sich als für unsere Zwecke am tauglichsten erwiesen, da der Aufenthalt der Objekte im absoluten Alkohol auf ein Minimum reduziert werden kann. Bekanntlich wird Epidermismaterial, besonders wenn es schon verhornt ist, durch die zu lange andauernde Einwirkung von hochprozentigem Alkohol unschneidbar hart. Die Schnittdicke schwankt zwischen 6 und 8 μ.

Die Wahl der Färbungen richtete sich nach dem Entwicklungszustand des zu untersuchenden Gewebes. Junge Stadien wurden mittels einfacher Kern-Plasmafärbungen behandelt (verschiedene Haematoxyline, kombiniert mit Benzopurpurin oder Orange G). Für ältere Stadien ergaben die Färbungen nach Mann (Methylblau-Eosin), nach Prenant (Fe-Haematoxylin-Eosin-Lichtgrün) sowie die Heidenhain'sche Azanmethode die besten Ergebnisse. Die Mehrfachfärbungen lieferten an Abbaustadien sehr instruktive Bilder, da die einzelnen Zerfallsprodukte verschiedene Affinitäten zu den einwirkenden Farbstoffen aufweisen.

Der Einfluss der Vorbehandlung macht sich an den Schnitten von enthornten Objekten in einer etwas stärkeren Schrumpfung des Gewebes bemerkbar. In einzelnen Fällen scheint sich auch das Verhalten gegenüber den Farbstoffen leicht verändert zu haben (Zerfallsstadien). Diese Erscheinungen müssen wir in der Darstellung der Histogenese berücksichtigen.

In unseren Untersuchungen sind die histologischen Strukturen von

grundlegender Bedeutung. Ihre Darstellung erfolgte mit Hilfe des Leitz'schen Zeichenokulars, wobei wir auf eine exakte Wiedergabe aller Einzelheiten achteten. Die histologischen Bilder sind alle im gleichen Abbildungsmasstab gehalten, um den direkten Vergleich von Entwicklungszuständen innerhalb einer Art und zwischen verschiedenen Arten zu erleichtern.

I. DER EMBRYONALE NASENVERSCHLUSS BEI VÖGELN

A. Die Morphogenese der äusseren Teile des Riechorganes beim Staren (*Sturnus vulgaris* L.) und der Wachtel (*Coturnix coturnix* L.).

Wie aus der Literaturübersicht hervorgeht, ist bei Vögeln die Morphogenese des Riechorgans nur am Huhn (*Gallus gallus* L.) eingehender untersucht worden. Dabei beachtete man vorwiegend die Frühstadien (Bildung der Riechplakoden bis zur Abtrennung der äusseren Nasenöffnungen), um diese mit entsprechenden Zuständen, wie sie bei primitiven Wirbeltieren auftreten, vergleichen zu können. Bei diesen Arbeiten handelte es sich also darum, die Homologie in der Entwicklung der Riechorgane hervorzuheben.

In unserer Darstellung liegt das Hauptgewicht auf den Veränderungen, die sich an den äusserlich sichtbaren Teilen des Riechorgans, d. h. im Gebiet der äusseren Nasenöffnungen, im Verlaufe der Embryonalentwicklung vollziehen. Wenn wir bei Vögeln aus verschiedenen systematischen Gruppen die Morphogenese des Riechorgans untersuchen, so lässt es sich entscheiden, ob Abweichungen in der Bildungsweise vorkommen, die wir mit den Ontogenesetypen der untersuchten Formen in Beziehung setzen und eventuelle Korrelationen nachweisen können. Da ferner bei Vögeln im Bau der äusseren Nasenöffnungen eine ausserordentliche Verschiedenheit anzutreffen ist (Stresemann 1927–34), so erscheint es auch vom rein morphologischen Standpunkt aus als lohnend, die Entstehung dieser Bildungen einmal konsequent darzustellen.

Um die Frage nach den möglichen Bildungsweisen des Riechorgans abzuklären, vergleichen wir S t a r (*Sturnus vulgaris* L.) und W a c h t e l (*Coturnix coturnix* L.). Diese beiden Arten, aus

systematisch entfernten Gruppen stammend, repräsentieren in ihrer Ontogenese extrem verschiedene Typen, wobei dem Staren eine sekundäre, der Wachtel eine primäre Form der Ontogenese zukommt (Portmann 1938 *a*, 1942). Besteht nun eine Korrelation zwischen der Bildungsweise des Riechorgans und dem Ontogenesemodus der untersuchten Arten, so müssen bei einem solchen Vergleich allfällige Unterschiede in der Morphogenese sehr deutlich hervortreten.

Da die ganz frühen Entwicklungszustände des Riechorgans bei Star und Wachtel, abgesehen von geringfügigen zeitlichen Verschiebungen, welche durch die verschiedene Länge der Brutzeiten bedingt sind, übereinstimmen, so beginnen wir die Darstellung der Morphogenese zu dem Zeitpunkt, in welchem die äusseren Nasenöffnungen angelegt werden.

1. *Star* (Brutzeit 13—14 Tage).

Am 4. e Tag[1] ist die Riechrinne am Dach der primitiven Mundhöhle gegen den Stirnfortsatz (Peter 1906) hin ausgezogen, sodass an diesem auf jeder Seite ein äusserer und ein innerer Nasenfortsatz abgetrennt werden. Unterhalb der Augenblase wächst der Oberkieferfortsatz vor und ist bereits mit dem untersten Teil des äusseren Nasenfortsatzes verschmolzen. Die äusseren Nasenöffnungen sind noch nicht abgegrenzt (Abb. 1 A).

Dadurch, dass sich der stark heranwachsende Oberkieferfortsatz weiter in medialer Richtung vorschiebt, erreicht er den unteren Teil des inneren Nasenfortsatzes. An den Kontaktstellen tritt eine Verschmelzung und intensive Verwachsung der einzelnen Teile ein, wobei die einheitliche Anlage des Oberschnabels entsteht. Gleichzeitig werden die äusseren Nasenöffnungen abgegrenzt, und zwar unterbleibt die totale Verwachsung von innerem und äusserem Nasenfortsatz im obersten Teil ihrer Trennungsfurche. Sie erscheinen am 5. e Tag als leicht gebogene Spalten, deren stark entwickelter dorsaler Rand einen auffallenden Höcker bildet. Die verschlossenen Nasenöffnungen sind nach vorne gerichtet (Abb. 1 B).

Am Dach der primitiven Mundhöhle sind die primären Choanen gebildet worden. Das weitere Wachstum des Oberschnabels bewirkt eine Verlagerung der äusseren Nasenöffnungen nach der Seite hin. Sie befinden sich am Grunde eines Höckers und bilden dreieckige, in der Tiefe verwachsene Spalten (Abb. 1 C).

Die äusseren Nasenöffnungen verändern ihre Form und nehmen an Grösse zu. Der dorsale Höcker umgibt sie in der Gestalt eines Walles,

[1] e Tag = Embryonaltag.

der dorsal beträchtlich verdickt ist. Die Zone der Nasenöffnung ist gegen den Oberschnabel mittels einer Furche abgetrennt. In der Gegend der

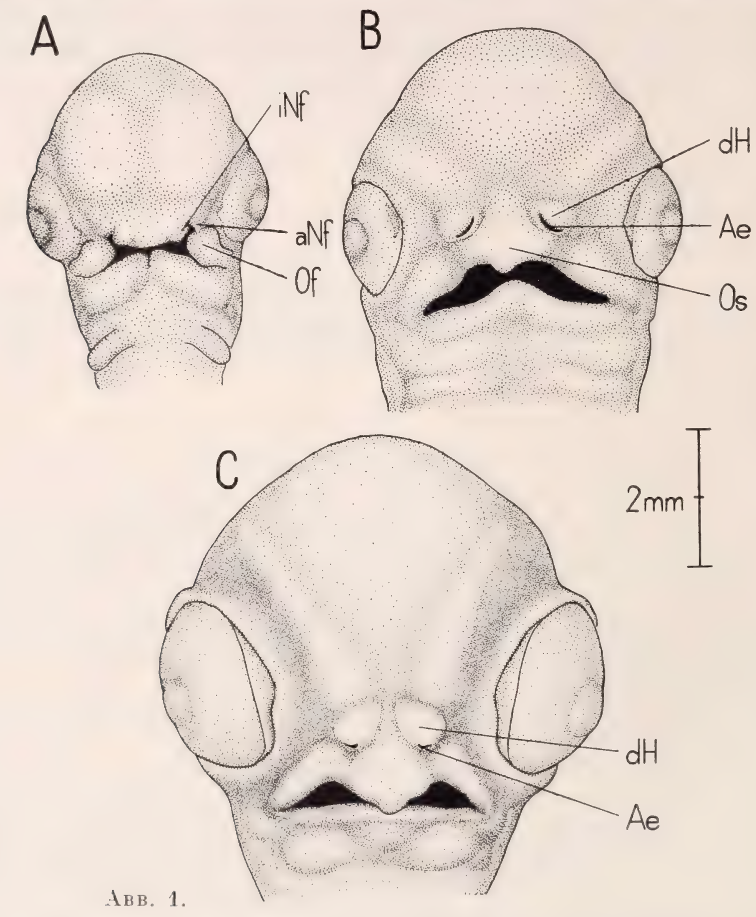


Abb. 1.

Die Entstehung der äusseren Nasenöffnungen beim Staren. Köpfe von Embryonen: A 4., B 5., C 6. eTg.[1]

Schnabelwurzel treten um den 7. e Tag Federanlagen (in den Zeichnungen fehlend) als frühe Höcker auf (Abb. 2 A).

Am 8. e Tag erkennt man einen hellen Gewebepfropf in der äusseren Nasenöffnung (Apertura externa). Er scheint aus gleichem Gewebe wie seine Umgebung zu bestehen. Diese Verschlussbildung wird immer auffälliger und erreicht ca. am 9. e Tag ihre maximale Ausbildung: Aus der elliptischen äusseren Nasenöffnung ragt ein markanter Pfropf von Füllgewebe heraus (Abb. 2 B).

[1] Abkürzungen siehe S. 105.

Die vollkommen verschlossene Nasenöffnung vergrössert sich, und ihre spätere Kontur wird von einer feinen Furche angedeutet. Am 11. eTg erscheint das Verschlussgewebe leicht verändert. Der Pfropf weist in seiner zentralen Partie eine markante Einsenkung auf (Abb. 2 C). Diese Vertiefung deutet auf eine Veränderung im Füllgewebe hin; im Laufe der weiteren Entwicklung nimmt sie an Ausdehnung zu.

Die regressive Entwicklung des Füllgewebes schreitet fort, sodass

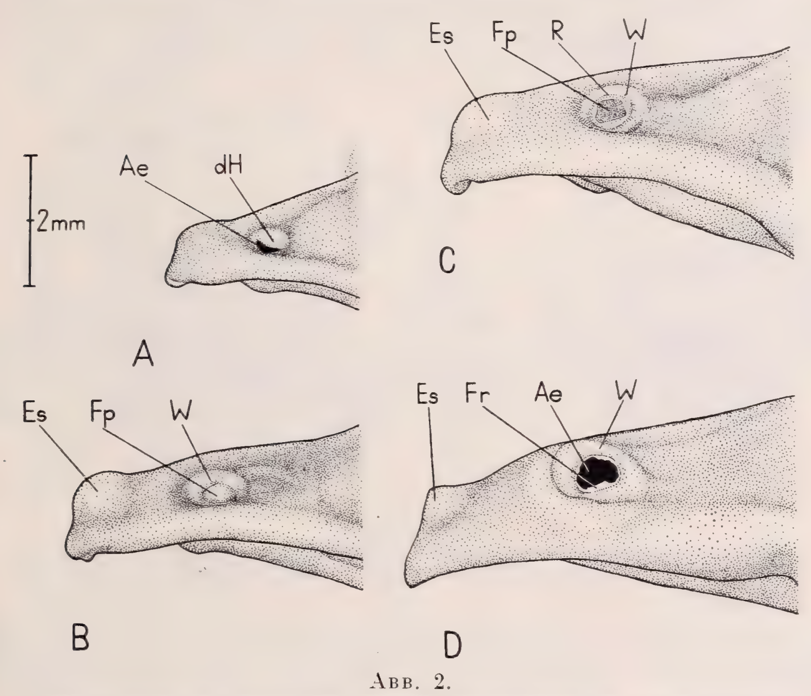


ABB. 2.

Die Bildung der definitiven äusseren Nasenöffnungen beim Staren. Oberschnabel von der Seite: A 7., B 9., C 11. eTg, D Schlüpftag.

am Schlüpftag (13.—14. e Tag) die äusseren Nasenöffnungen wegsam sind. Zuweilen finden sich an ihrem Rand noch Reste von Füllgewebe (Abb. 2 D). Im Innern des Vorhofes ist die Spitze der Vorhofsmuschel sichtbar. Damit haben die äusseren Teile des Geruchsorganes ihre charakteristische Form erhalten. Der Wall, der beträchtlich vom Oberschnabel absteht, ist durch eine tiefe Furche abgegrenzt. Die Federanlagen an der Schnabelwurzel sind unter die Haut versenkt.

Die Morphogenese des Riechorgans beim Staren ist dadurch charakterisiert, dass nach der Bildung der äusseren Nasenöffnungen (5. e Tag) in diesen auffällige Gewebepfröpfe erscheinen, die am 9.

e Tag ihre maximale Ausbildung erreichen und anschliessend einer regressiven Entwicklung unterliegen, sodass sie am Schlüpftag völlig verschwunden sind.

2. *Wachtel* (Brutzeit 18 Tage).

Am 6. e Tag sind die äusseren Nasenöffnungen gebildet. Furchen deuten noch die Verwachsungsstellen zwischen den einzelnen Gesichtsfortsätzen an. Die äusseren Nasenöffnungen befinden sich im obersten

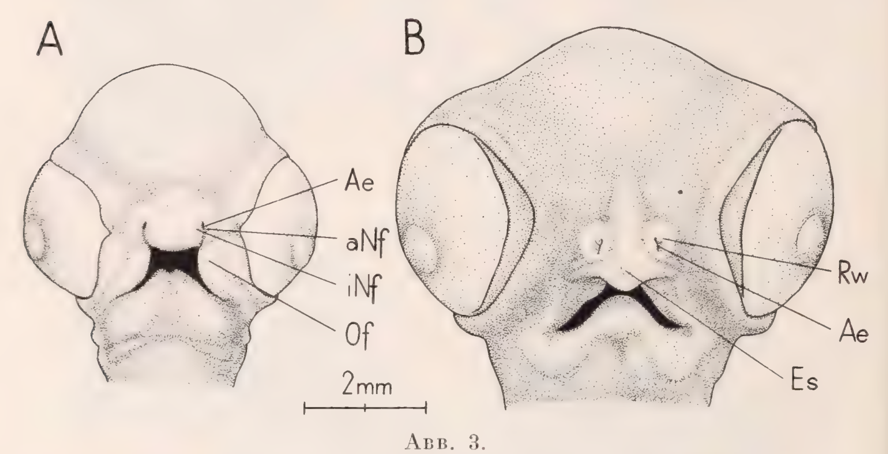


Abb. 3.

Die Entstehung der äusseren Nasenöffnungen bei der Wachtel. Köpfe von Embryonen: A 6., B 8. eTg.

Teil der Furche, die den äusseren vom inneren Nasenfortsatz trennt. Die primären Choanen liegen seitlich am Dache der primitiven Mundhöhle (Abb. 3 A).

Durch das Vorwachsen des mittleren Teiles des Stirnfortsatzes (Anlage des Oberschnabels) werden die äusseren Nasenöffnungen leicht nach der Seite gerichtet. Sie sind von einem starken Wulst umgeben, und haben die Gestalt von dreieckigen Furchen. In der Tiefe endigen sie blind, was auf eine Verwachsung der Ränder hindeutet (Abb. 3 B).

Die weitere Entwicklung äussert sich in der fortschreitenden Verlagerung der Nasenöffnungen, die inzwischen die Form von schmalen Spalten angenommen haben. Diese sind nach der Seite gerichtet und verlaufen parallel zur dorsalen Kante des Oberschnabels (Abb. 4 A).

Aus dem Wulst, der die äussere Nasenöffnung überlagert, entsteht das für die Hühnervögel charakteristische Schildchen (Operculum). Es steht seitlich vom Oberschnabel ab und überdeckt mit der Zeit die eigentliche Apertura externa, sodass äusserlich nur noch eine feine Spalte zu sehen ist. Am ventralen Rand derselben erhebt sich ein flacher

Höcker, der am 11. e Tag mit Federanlagen (frühes Höckerstadium) besetzt ist (Abb. 4 B).

Vom Operculum sondert sich dorsal eine zur Schnabelwurzel hinführende Leiste ab. Am untern Rand des Schildchens ist schon braunes Pigment eingelagert. Die heranwachsenden Federanlagen des ventralen

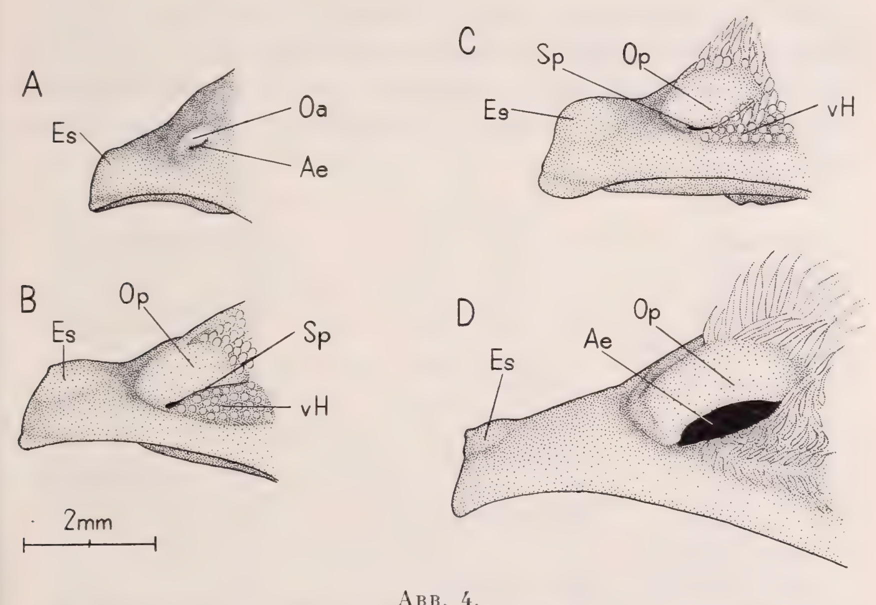


ABB. 4.

Die Bildung der definitiven äusseren Nasenöffnungen bei der Wachtel. Oberschnabel von der Seite: A 10., B 13., C 16. eTg, D Schlüpftag.

Höckers verdecken die Spalte fast vollständig. Der Rand des Operculums verwächst nie mit dem ventralen Höcker (Abb. 4 C).

Später wölbt sich das Operculum ziemlich stark, während der ventrale Höcker immer mehr abflacht. Dadurch wird die enge Spalte bedeutend erweitert und der Blick in die eigentliche Apertura externa frei. Von ihrem untern Rand jedoch steigt eine Lamelle nach oben, sodass man nicht direkt in den Vorhof sehen kann. Dieser erweist sich bei genauer Beobachtung als wegsam (Abb. 4 D).

In der Embryonalperiode der Wachtel lässt sich eine Verwachsung im Gebiet der äusseren Nasenöffnungen am 6./7. e Tag äusserlich feststellen. Das weitere Verhalten der Verschlusseinrichtung kann nicht erfasst werden, da sich diese Prozesse in der Tiefe, durch das Operculum verdeckt, abspielen. Immerhin lassen sich äusserlich keine Epithelpfröpfe nachweisen. Eine endgültige

Abklärung der Erscheinungen ist nur auf histologischem Wege möglich.

3. *Makroskopische Beobachtungen an weiteren Arten und Folgerungen.*

Um die embryonalen Nasenverschlüsse bei Vögeln in ihrem Ausmass und Verhalten einigermassen übersehen zu können, wurden Embryonalstadien von Arten der verschiedensten systematischen Gruppen makroskopisch untersucht (Binocularbeobachtung), und zwar:

Embryonen:	*Ordnung:*		*Art des Nasenverschlusses:*
Rebhuhn	Galli		wie Wachtel
Haushuhn	,,		,, ,,
Lachmöve	Laro-Limicolae		verlegt, ohne Pfropf
Flusseeschwalbe	,,		,, ,, ,,
Haustaube	Columbae		,, ,, ,,
Turmfalke	Accipitres		,, Pfröpfchen
Schleiereule	Striges		,, ,,
Eisvogel	Halcyones		,, ohne Pfropf
Mauersegler	Macrochires		,, ,, ,,
Alpensegler	,,		,, ,, ,,
Rauchschwalbe	Hirundinidae	Passeres	,, ,, ,,
Singdrossel	Turdidae	Passeres	,, ,, ,,
Amsel	,,	Passeres	,, ,, ,,
Kohlmeise	Paridae	Passeres	,, ,, ,,
Rabenkrähe	Corvidae	Passeres	,, ,, ,,
Elster	,,	Passeres	,, ,, ,,
Eichelhäher	,,	Passeres	,, ,, ,,
Wellensittich	Psittaci		,, mit ,,

Aus diesen Beobachtungen dürfen wir wohl ableiten, dass bei Vögeln die äusseren Nasenöffnungen embryonal verschlossen werden (*Sula*-Arten ?), wobei die Verschlussbildungen äusserlich in ganz verschiedener Weise in Erscheinung treten können. Die sichtbaren Verschlussmerkmale sind offenbar durch den arttypischen Bauplan des Riechorganes bestimmt; es besteht keine Beziehung zwischen diesen und der systematischen Stellung einer Art. Wir erkennen damit im embryonalen Nasenverschluss eine generelle

Begleiterscheinung der Morphogenese des Riechorganes bei Vögeln.

Die Verschlussdauer geht parallel mit der Länge der Brutzeit. Die äusseren Nasenöffnungen werden unmittelbar nach der Abtrennung infolge der Verwachsung ihrer Wände verschlossen. Erst gegen den Schlüpftag hin wird das Verschlussgewebe reduziert. sodass bei frisch geschlüpften Jungen das Vestibulum und die äusseren Nasenöffnungen offenstehen. Der Schlüpftag erscheint damit als Fixpunkt, da die Verwachsungen stets auf diesen Zeitpunkt hin abgebaut werden.

B. Die Histologische Untersuchung des Nasenverschlusses.

Aus den übereinstimmenden Merkmalen des embryonalen Nasenverschlusses, wie sie die makroskopische Untersuchung gezeigt hat, dürfen wir nicht ohne weiteres auf eine gleichartige Genese des Füllgewebes schliessen. Es ist also die Frage nach möglichen Unterschieden in der Histogenese dieser Verschlussbildungen zu prüfen. Überdies verlangt die beobachtete Reduktion des Füllgewebes besondere Beachtung, da diese Phänomene bei Vögeln bisher nicht im Zusammenhang dargestellt wurden.

In den folgenden Abschnitten wird daher die Histogenese des Nasenverschlusses für Star und Wachtel ausführlich beschrieben mit dem Ziel, diese beiden Entwicklungsprozesse einander gegenüberzustellen. Die Wahl möglichst kurzer Zeitintervalle zwischen den einzelnen Stadien drängt sich auf, da sonst wichtige Etappen im Differenzierungsgeschehen übersehen werden. Dies gilt vor allem für spätere Embryonalstadien, bei denen einzelne Abbaustufen im Füllgewebe nur kurze Zeit andauern. Individuelle Variationen im Zustand des Füllgewebes findet man bei Embryonen, die auf Grund ihrer äusseren Merkmale dem gleichen Stadium zugeordnet werden müssen. Der Vergleich von mindestens zwei Individuen gleichen Alters berücksichtigt diese möglichen Abweichungen.

1. *Star.*

a) *Das Ausmass der Verschlussbildung.*

Die Verschlussbildungen, die wir in erster Näherung schon bei der Darstellung der Morphogenese äusserlich erkennen konnten, lassen sich

auf geeignet gewählten Schnitten durch das Riechorgan in ihrem Ausmass übersehen. Der Verschluss der äusseren Nasenöffnungen kommt dadurch zustande, dass die epidermalen Anteile des äusseren und des inneren Nasenfortsatzes miteinander verwachsen, sodass zwischen diesen eine Epithelmauer entsteht. Die Riechgrube, die mit hochzelligem Sinnesepithel ausgekleidet ist, schliesst unmittelbar an die Verwachsungsstelle an. In ihrem Bereiche findet niemals eine Verschmelzung der Epithel-

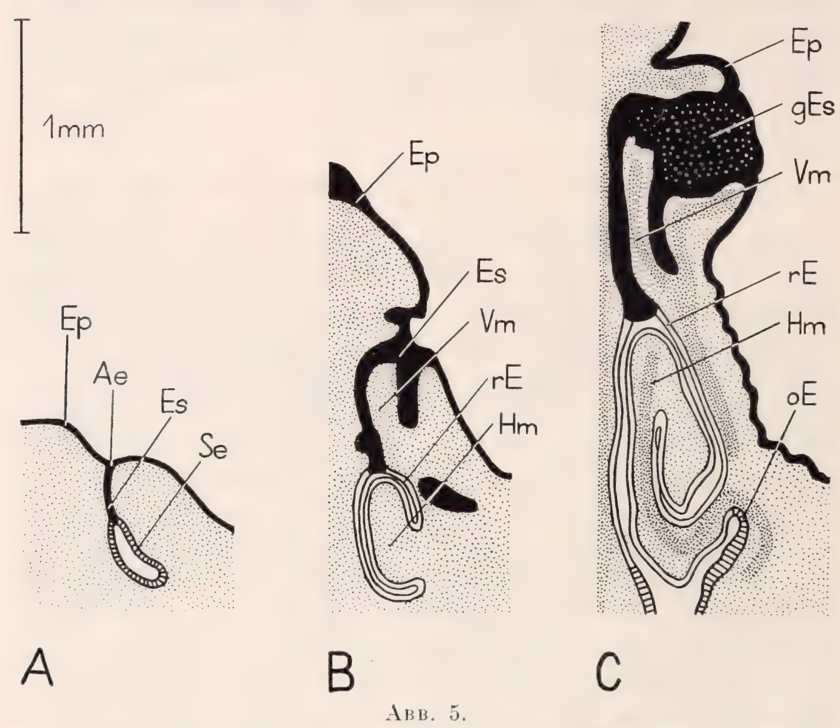


Abb. 5.

Das Ausmass der epidermalen Verwachsung im Riechorgan des Staren. Horizontalschnitte durch den Oberschnabel von Embryonen: A 5., B 7., C 10. eTg.

schichten statt (Abb. 5 A). Die gleichen Verhältnisse konnte Cohn (1903) an Embryonen vom Huhn nachweisen.

Am 7. e Tag erscheint die Epithelmauer in ihrem äussersten Teil stark abgedreht als Folge der Verlagerung der äusseren Nasenöffnungen nach der Seite. Im Innern des Riechorgans ist die Sonderung in Vorhof, Haupt- und eigentliche Riechhöhle bereits vollzogen. Die entsprechenden Muscheln, für jede Höhle eine, sind in Bildung begriffen. Der Vorhof umfasst das ganze Gebiet der epithelialen Verwachsung, d. h. die Verschlussbildung ist ein Merkmal des Vorhofs und auf Grund ihrer Entstehung ein Problem der Epidermisent-

wicklung. Das Sinnesepithel der ursprünglichen Riechgrube sondert sich später in ein olfaktorisches Epithel, welches die Wände der Haupthöhle und deren Muschel überzieht, und in das eigentliche Riechepithel, welches auf die Riechhöhle und den Riechhügel beschränkt bleibt (Abb. 5 B und C).

Die Epithelmauer nimmt im Laufe der Entwicklung an Volumen zu, unter keinen Umständen aber greift sie über das Gebiet des Vorhofs hinaus. An der Berührungsstelle zwischen den Nasenfortsätzen und dem Oberkieferfortsatz kommt es zuerst auch zu einer Verschmelzung der epidermalen Anteile. Die Entwicklung bleibt aber nicht auf diesem Zustand stehen, sondern die verschmolzenen Epithelschichten werden aufgelöst. Damit kommen die Bindegewebeanteile der Gesichtsfortsätze miteinander in Kontakt und verwachsen zur einheitlichen Anlage des Oberschnabels.

Daraus geht deutlich hervor, dass die Art der Verwachsung (epithelial oder bindegewebig) zwischen den einzelnen Teilen der Gesichtsfortsätze schon früh embryonal genau festgelegt ist.

b) *Die Histogenese des Füllgewebes.*

Zu den Zeichnungen ist zu bemerken, dass die halbschematischen Übersichten und die cytologischen Bilder für sich je im gleichen Masstab gehalten sind. Somit können die beiden Reihen unter sich direkt verglichen werden. Die Übersichtsbilder (Querschnitte durch den Oberschnabel) geben in ihrer Gesamtheit einen Überblick über die formativen Veränderungen des Vorhofs (Vestibulum) in der Region der äusseren Nasenöffnungen. Verschiedene Signaturen lassen den jeweiligen Zustand des Füllgewebes erkennen. Die für die cytologische Darstellung gewählten Ausschnitte sind mittels Rechtecken oder Kreisen markiert.

Die Histogenese des Füllgewebes wird im Überblick gegeben, wobei wir nur die für unsere Probleme wichtigen Differenzierungserscheinungen hervorheben. Für viele Einzelheiten müssen wir daher auf die Bilder verweisen.

Die Epithelmauer, welche die kompakte Anlage des Vorhofs darstellt, entsteht aus der Verschmelzung zweier undifferenzierter Epidermisschichten (Abb. 6 A). So finden wir am 4. e Tag ein locker gebautes Gewebe vor, dessen homogenes Protoplasma ein System von Anastomosen bildet. In dieser von Hohlräumen durchsetzten Grundmasse erkennt man zentral (Verwachsungszone) verschieden grosse, chromatinreiche Kerne in willkürlicher Anordnung. Die Basalkerne sind bedeutend regelmässiger angeordnet, und das sie umgebende Protoplasma erscheint dichter. Ausser der Basalmembran, welche die Grenze gegen das Bindegewebe hin darstellt, können keine Differenzierungsprodukte wahrgenommen werden. Wir müssen daher den Ausgangszustand als acellulär (Symplasma) bezeichnen (Abb. 6 B).

Die physiologische Aktivität ist beträchtlich, denn man findet in der Verwachsungszone, häufiger aber in der Basalschicht, Mitosestadien.

Dadurch nimmt die Kerndichte wie auch das Protoplasma bedeutend zu, wobei das Füllgewebe sein Volumen stark vergrössert (Abb. 7 A ff.).

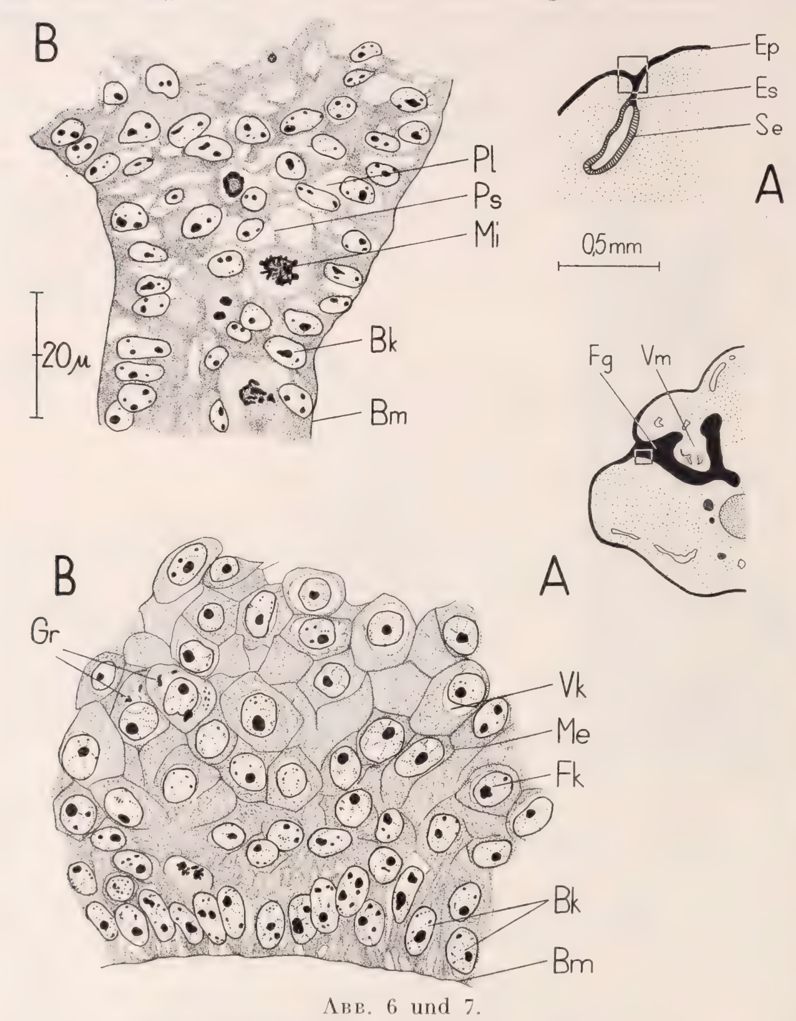


Abb. 6 und 7.

Der Frühzustand des epidermalen Füllgewebes.
Oben: Star 4. eTg, Frontalschnitt durch den Kopf, unten: Star 7. eTg, Querschnitt durch den Oberschnabel.

A = halbschematische Übersichten.
B = Ausschnitte aus dem Füllgewebe (linke Nasenöffnung).

Allmählich treten im Protoplasma Differenzierungsprodukte in der Form feinster Zellgrenzen auf. Diese unterteilen das Füllgewebe, die Basalschicht ausgenommen, in der Weise, dass einkernige Zellen entstehen. Man erkennt nun auch einen Unterschied in der Struktur der

Kerne, und zwar erscheint die Chromatinsubstanz der hellen Füllgewebekerne in einem Nukleolus konzentriert, in den dunklen Basalkernen

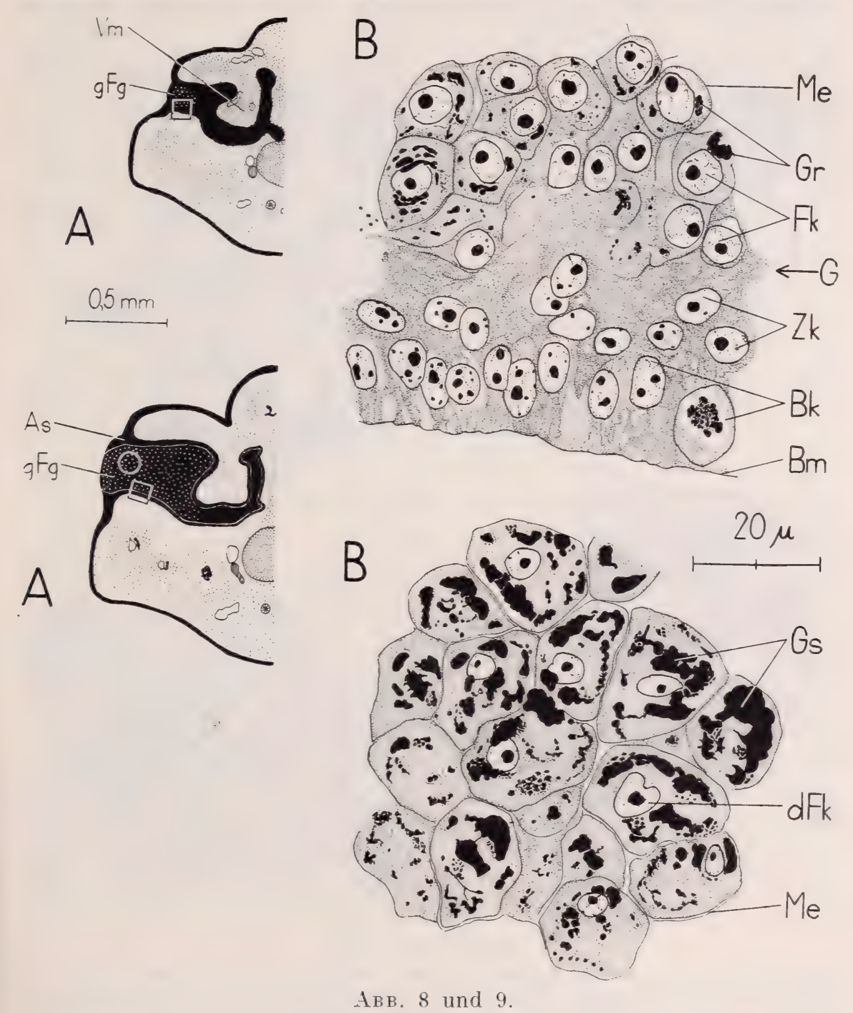


ABB. 8 und 9.

Die Ausschüttung der Granula in den Füllgewebezellen.
Oben: Star 8. eTg, unten: Star 9. eTg, Querschnitt durch den Oberschnabel.
A = halbschematische Übersichten.
B = Ausschnitte aus dem Füllgewebe.

dagegen mehr diffus verteilt. Die Mitosetätigkeit bleibt von jetzt an auf die Basalschicht beschränkt (Abb. 7 B).

Mit dem Abschluss der Zellbildung tritt bereits in den grossen, polyedrischen Zellen der zentralen Zone eine Ausschüttung von Granulationen auf (Abb. 8 A). Sie erscheinen in den zum Teil vakuolisierten

Zellen an beliebigen Stellen und färben sich mit Eosin intensiv rot (PRENANT-Methode). In der Basalzone erkennt man mehrere Lagen von Kernen, die weder von Membranen noch von Granulationen umgeben

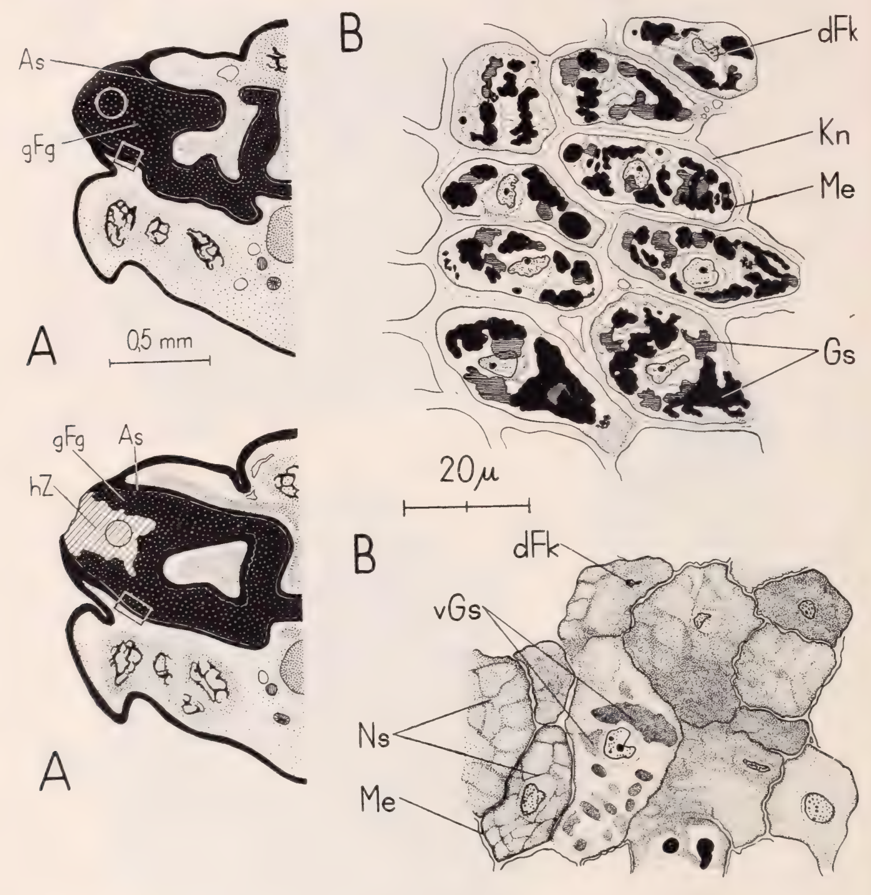


ABB. 10 und 11.
Die Reduktion des Füllgewebes.
Oben: Star 10. eTg, unten: Star 11. eTg, Querschnitt durch den Oberschnabel.
A = halbschematische Übersichten.
B = Ausschnitte aus dem Füllgewebe.

sind. Sie unterscheiden sich im Aussehen und in der Anordnung von den Füllgewebekernen (Abb. 8 B).

Im ursprünglich homogenen Füllgewebe hat sich somit eine Sonderung vollzogen in einen zellularisierten Anteil, das eigentliche Füllgewebe und in die Anlage der späteren Auskleidung, die auf dieser Stufe noch keine Zellen aufweist. Von nun an verfolgen wir das Differenzierungsgeschehen für die beiden Komponenten gesondert:

1. *Das Füllgewebe.* — Die Granulaausschüttung erfasst immer mehr Zellen, und zwar schreitet dieser Vorgang von aussen nach innen feldartig fort (Abb. 9 A). Die zunächst kleinen, eckigen Granulationen vereinigen sich zu grossen Schollen und verdrängen das körnige Protoplasma immer mehr. Gleichzeitig beobachtet man eine geringe Verkleinerung der Zellkerne, von denen einzelne Anzeichen der Schrumpfung aufweisen. Die ursprünglich zarten Zellgrenzen treten stärker hervor; sie färben sich intensiv mit Lichtgrün (Prenant-Methode) (Abb. 9 B).

Wenn die Granulasekretion ihr Maximum erreicht hat (9./10. e Tag), so ist in den blasigen Füllgewebezellen fast das gesamte körnige Protoplasma verschwunden. Die Granulaschollen bilden dann grössere Komplexe mit auffallend runden Konturen. Die Zellkerne zeigen bereits unverkennbare Degenerationserscheinungen, nämlich geschrumpfte Konturen, kleinere Nukleolen sowie eine mehr körnige Binnenstruktur; oft sind sie von einer Vakuole umschlossen. Sehr deutlich ist auch die maximale Entfaltung der Zellgrenzen in diesem Stadium zu sehen. Obwohl ihre peripheren Konturen nur schwer erkannt werden können, so treten doch an günstigen Stellen feinste Interzellularbrücken, vor allem aber die Interzellularknötchen hervor (Abb. 10 B).

Bald zeigen sich auch an den Granulationen auffällige Reduktionserscheinungen, und zwar in denjenigen Zellen, welche als erste Granula produzierten (Abb. 11 A). So sehen wir in der äussersten Zone des Füllgewebes einen Komplex blasiger Zellen, deren Inhalt merkwürdig hyalin erscheint und sich mit Lichtgrün (Prenant-Methode) homogen anfärbt. Ausser feinen Netzstrukturen erkennt man die deutlich degenerierten Kerne, denen die Nukleolen fehlen. Besonders aufschlussreich ist die Grenzzone zwischen granulahaltigen und granulalosen Füllgewebezellen, da wir hier den Vorgang der Granulareduktion verfolgen können. Es lassen sich hier in einzelnen Zellen verquellende Schollen nachweisen, deren Verhalten gegenüber den Farbstoffen umzuschlagen scheint. Sie tingieren sich noch schwach mit Eosin, nehmen aber bereits auch das Lichtgrün an, wobei eine Zwischenfarbe resultiert. Die Konturen solcher Schollen sind mehr oder weniger stark verwischt. Die Zellwände erscheinen geschrumpft und liegen einander dicht an, sodass die Interzellularstrukturen nicht mehr hervortreten (Abb. 11 B).

Die grossen Granulaschollen verschwinden ziemlich rasch im ganzen Füllgewebe, wobei der Reduktionsvorgang in seiner Ausbreitung die gleichen Gesetzmässigkeiten zeigt wie die Granulasekretion. Zugleich schrumpft das gesamte Füllgewebe und löst sich von den Wänden des Vorhofs ab (Abb. 12 A). Die Kontraktion des Füllgewebekomplexes beruht auf einer solchen seiner Zellen, welche sich überdies noch aus dem Verbande lösen. Die Kerne sind nun völlig degeneriert; an ihrer Stelle findet man Chromatinklumpen. Je nach dem Zerfallsstadium färben sich die einzelnen Zellen ganz verschieden. Zahlenmässig überwiegen helle Zellen mit merklich geschrumpften Zellwänden. An diesen erkennt man feine Tröpfchenstrukturen in netzartiger Anordnung, die sich mit

Fe-Hämatoxylin dunkelviolett färben. Sehr wahrscheinlich handelt es sich bei diesen Strukturen um Abbaustoffe der Zellwände (Abb. 12 B).

Am Schlüpftag ist vom ganzen Füllgewebekomplex nichts mehr zu sehen. Im Vestibulum findet man höchstens Gerinnsel als letzte Abbau-

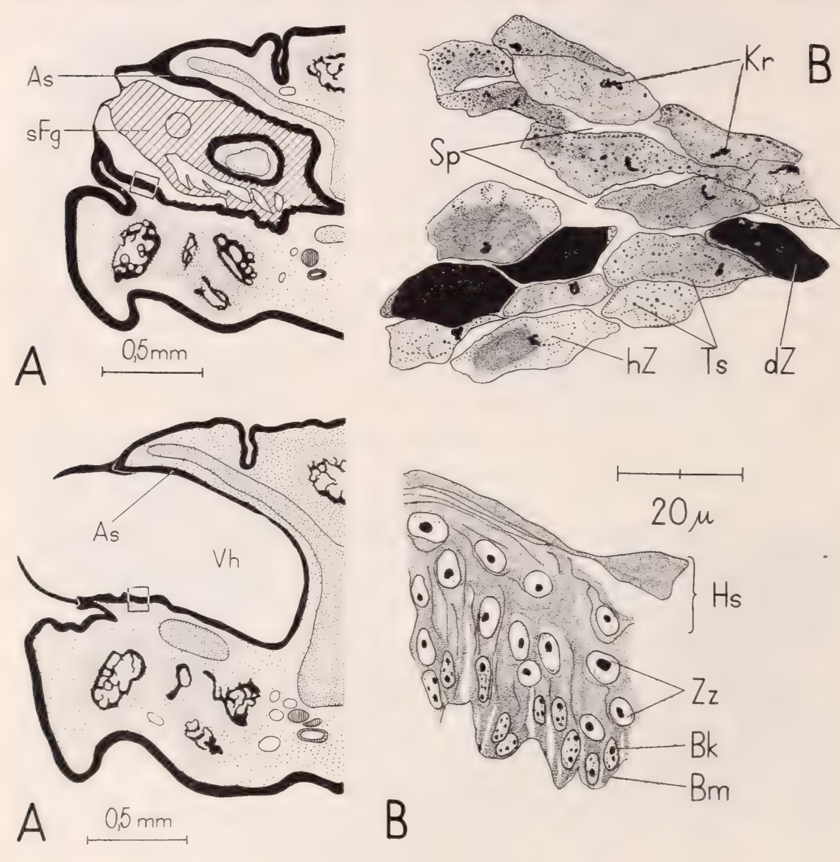


Abb. 12 und 13.

Die Lösung des Nasenverschlusses.
Oben: Star 12. eTg, unten: Star Schlüpftag, Querschnitt durch den Oberschnabel.

A = halbschematische Übersichten.
B = Ausschnitte aus dem Füllgewebe (oben), resp. dem Vorhofsepithel (unten).

produkte des Füllgewebes oder noch vereinzelte Zellen, die beliebige Stadien des Reduktionsvorganges darstellen (Abb. 13 A).

Die letzten Abbaustadien des Füllgewebes (Abbau der Granulaschollen) sind charakterisiert durch eine grosse Variation der Zelltypen, da die verschiedensten Abbaustufen nebeneinander vorkommen können. Das zahlenmässige Überwiegen der einen oder anderen Form gestattet.

den Reduktionsvorgang in seiner Norm darzustellen. Bei der obigen Darstellung folgten wir diesem Prinzip.

Die Besonderheiten des Abbauprozesses wie auch dessen physiologische Erscheinungen, soweit diese einer Untersuchung zugänglich sind, berücksichtigen wir später, wenn wir die Natur des Abbauprozesses im Zusammenhang diskutieren (S. 62).

2. *Die Entstehung des Vorhofsepithels.* — Für den Ausgangszustand verweisen wir auf die Abb. 8 B. In diesem Stadium fehlen Zellgrenzen

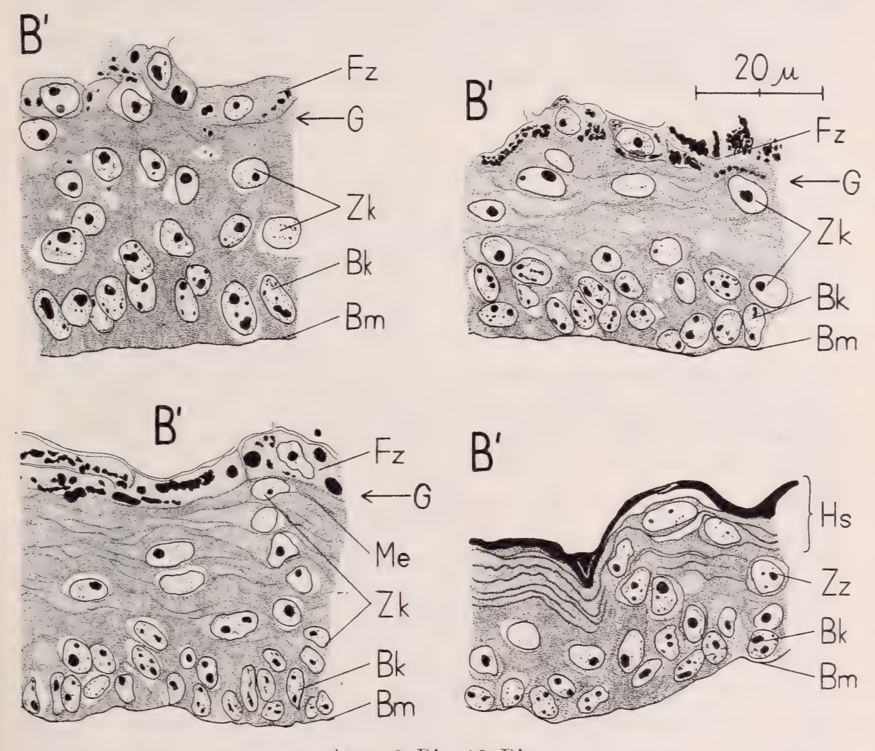


ABB. 9 B'—12 B'.
Die Entstehung des Vorhofsepithels.
Oben: Star 9. und 10. eTg, unten Star 11. und 12. eTg. Die hier dargestellten Ausschnitte findet man in den entsprechenden Übersichtsbildern (ABB. 9 A—12 A) eingezeichnet.

in der Basalschicht und in der Zone der Intermediärkerne. Die Basalkerne allein sind mitotisch aktiv, sodass immer mehr Intermediärkerne nach innen zu gebildet werden. Diese ordnen sich meistens in auffälligen Reihen an, nehmen dabei an Grösse zu, und ihre Chromatinsubstanz scheint sich in einem einheitlichen Nukleolus zu konzentrieren. Häufig sind diese mehr oder weniger regelmässig gelagerten Kerne von Vakuolen umgeben (Abb. 9 B′, 10 B′).

Später erscheinen in der Umgebung der Intermediärkerne feine Zellgrenzen, und dabei entstehen deutlich abgeplattete Zellen. Niemals aber erreichen die Zellwände, die allmählich auch in der Region der Basalschicht auftreten, eine gleich intensive Entfaltung wie im transitorischen Füllgewebe (Abb. 11 B′).

Die von der Basalschicht am weitesten entfernten Intermediärzellen platten sich sehr stark ab und verhornen schliesslich (Abb. 12 B′). In den tiefern Schichten greift die Zellbildung auch auf die Basalschicht über; die Zellgrenzen werden von Interzellularspalten gebildet, und die Interzellularbrücken sind kaum zu erkennen.

Am Schlüpftag wird das Vestibulum von einem typischen, geschichteten Plattenepithel, einer definitiven Epidermisstruktur, ausgekleidet (Abb. 13 B).

c) *Die Kennzeichen des Histogeneseverlaufs im Füllgewebe.*

Wenn wir von der Ähnlichkeit der beobachteten Differenzierungserscheinungen ausgehen, so lässt sich die gesamte Entwicklung des Füllgewebes in 3 Phasen gliedern. Dabei bedeuten die willkürlich gewählten Einschnitte nicht etwa Haltepunkte im Differenzierungsgeschehen, sondern ein Hilfsmittel, um die Erscheinungen der Histogenese zu ordnen. Wir gewinnen auf diese Weise die für einen Vergleich mit der Wachtel notwendigen Kriterien.

1. Phase A: 4.—7. e Tag (Wachstum). — Das Verschlussgewebe entsteht unmittelbar nach der Bildung der äusseren Nasenöffnungen aus der Verschmelzung zweier undifferenzierter Epidermisschichten. Die lockere Epithelmauer ist zunächst acellulär gebaut. Zahlreiche Mitosen in der Verwachsungszone, besonders aber in der Basalschicht, bewirken eine Vermehrung der Kerne und der protoplasmatischen Grundsubstanz. So bildet sich ein homogener epidermaler Füllstrang. Die Wachstumsphase wird abgeschlossen mit dem Erscheinen von zarten Zellgrenzen, den ersten Differenzierungsprodukten der protoplasmatischen Grundsubstanz.

2. Phase B: 8.—10. e Tag (Differenzierung, Granulasekretion). — Sobald die Zellularisierung des eigentlichen Füllgewebes beendet ist, manchmal schon etwas früher, erscheinen in den grossen polyedrischen Zellen kleine, eckige Granula. Sie entstehen an beliebigen Orten im Protoplasma und vergrössern sich zu mächtigen Schollen, die sich später mit-

einander vereinigen, wobei sie die Zellen fast ganz ausfüllen. Gleichzeitig verschwindet das körnige Protoplasma bis auf wenige Reste, sodass die Zellen wie vakuolisiert aussehen. Die runden Füllgewebekerne beginnen zu degenerieren, sie schrumpfen ein und verlieren dabei ihren markanten Nukleolus. Die Füllgewebezellen habe an Grösse zugenommen und ihre Zellwände sind bedeutend verdickt.

Zu Beginn dieser Phase ist auch die spätere Auskleidung des Vorhofs in ihrer Anlage zu erkennen. Sie umfasst zunächst die Basalschicht und die von ihr gebildeten Intermediärkerne. Im Zustande von ca. 5 Zellschichten setzt in dieser Zone die Zellbildung ein, wobei sie aber nie die gleichen Ausmasse erreicht wie im Füllgewebe. Allmählich platten sich die obersten Schichten stark ab und bilden schliesslich verhornte Lamellen. Damit entsteht ein typisches geschichtetes Plattenepithel, d. h. eine definitive Epidermisstruktur, die sich in ihrer Histogenese scharf von derjenigen des transitorischen Füllgewebes unterscheidet.

3. Phase C: 10.—13. e Tag = Schlüpftag (Abbau des Füllgewebes). — In der letzten Phase der Entwicklung findet man im Füllgewebe alle möglichen Abbaustadien von Zellen nebeneinander vor; ihre zeitliche Sukzession lässt sich folgendermassen darstellen: Zunächst verschwinden die Granulationen, indem sie verquellen und ihre Affinitäten gegenüber Farbstoffen ändern. So entstehen die grossen hyalinen Blasenzellen, in welchen feinste Netzstrukturen zu erkennen sind. Später schrumpft das gesamte Füllgewebe ein, wobei sich die einzelnen Zellen aus dem Verbande lösen. Sie zeigen entsprechend ihrem Inhalt alle Farbnüancen von dunkel bis hell. Bei den Tröpfchenstrukturen, die sich an den erwähnten Zellen nachweisen lassen, handelt es sich sehr wahrscheinlich um Abbaustoffe der Zellwände. Am Schlüpftag ist der Reduktionsvorgang beendet.

2. *Wachtel.*

a) *Das Ausmass der Verschlussbildung.*

Die kompakte Anlage des Vorhofs (Epithelmauer) entsteht hier, gleich wie beim Staren, aus der Verschmelzung der epidermalen Schichten des äusseren und inneren Nasenfortsatzes. Erst später ergeben sich markante Unterschiede, da bei der Wachtel der Vorhof infolge der komplexen

Muschelbildungen (Vorhofsmuschel und ventrale Lamelle) bedeutenden formativen Veränderungen unterworfen ist. Dabei erfährt das Füllgewebe im Vergleich zum Staren eine mehr flächenhafte Entfaltung. Es bleibt aber immer auf den Vorhof beschränkt.

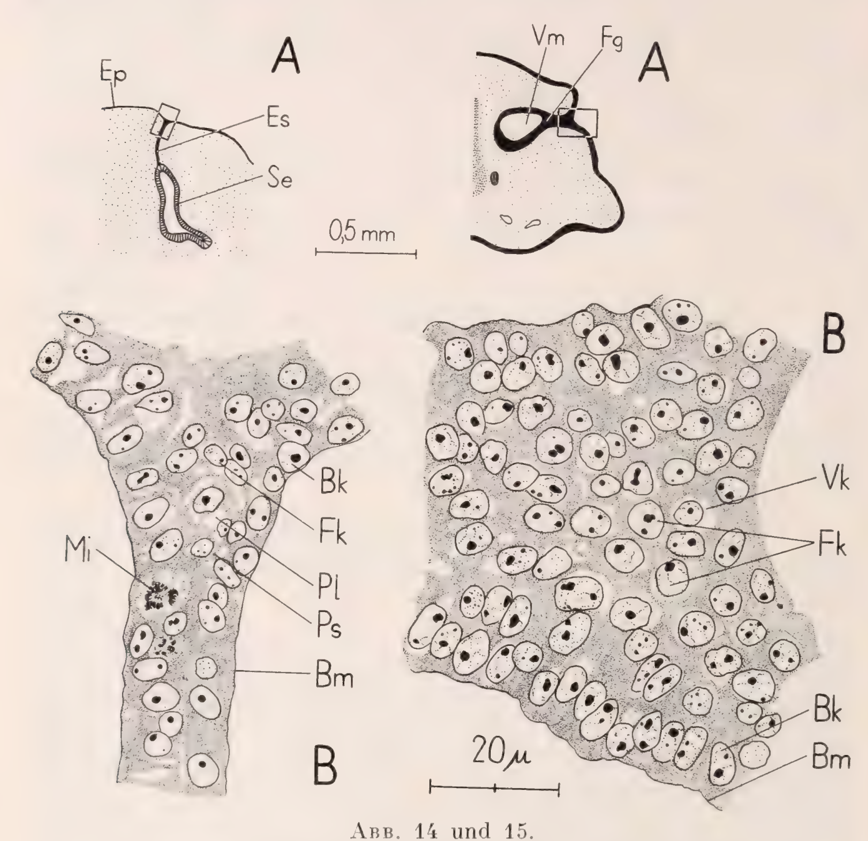


Abb. 14 und 15.

Der Frühzustand des epidermalen Füllgewebes.
Links: Wachtel 6. eTg, Frontalschnitt durch den Kopf, rechts: Wachtel 9. eTg, Querschnitt durch den Oberschnabel.
A = halbschematische Übersichten.
B = Ausschnitte aus dem Füllgewebe.

b) *Die Histogenese des Füllgewebes.*

Am 6. e Tag finden wir bereits die Epithelmauer vor, obwohl die äusseren Nasenöffnungen noch nicht vollkommen abgetrennt sind. In diesem undifferenzierten Epidermisgewebe beachten wir den lockern Bau der protoplasmatischen Grundsubstanz und die geringe Zahl von Kernen, die gleich wie in den freien Epidermisschichten angeordnet sind (Abb. 14 A und B). Viele Mitosen, deren Zahl in der Basalschicht überwiegt, dokumentieren die beträchtliche Aktivität des Füllgewebes.

Inzwischen sind im Vorhof und in der Haupthöhle die Anlagen der Muscheln entstanden, sodass das Füllgewebe jetzt ein System von Lamellen bildet (Abb. 15 A ff.). Im Füllgewebe erscheint das Protoplasma bedeutend dichter und von feinen Fasern durchzogen. In der Umgebung der uniformen Kerne entstehen auffällige Vakuolen, die sich im homogenen Füllgewebe deutlich abheben (Abb. 15 B).

Die Zellbildung lässt sich zuerst in der zentralen Partie des Füllgewebes (äussere Nasenöffnung) nachweisen. Diese Zellen erscheinen oft vakuolisiert, besonders dann, wenn sie schon Granula enthalten (Abb. 16 B). Die Zellbildung unterbleibt zunächst in der Zone der Basalkerne, die jetzt allein noch Mitosestadien zeigen.

(Eine sehr frühe Granulaproduktion findet man in den Zellen des ventralen Operculumrandes, wo bei dem erwähnten Stadium bereits ansehnliche Schollen auftreten (Abb. 16 A). Aus der weiteren Entwicklung geht hervor, dass jene Zellen in ihrem Differenzierungszustand gegenüber dem Füllgewebe um ca. 1—2 Tage im Vorsprung sind, im übrigen aber den gleichen Gesetzmässigkeiten unterliegen).

Der Vorgang der Zellbildung schreitet relativ langsam von aussen nach innen durch die Füllgewebelamellen fort. Die anfänglich zarten Zellgrenzen werden verdickt, sodass ihre Interzellularräume und —brücken an einzelnen Stellen hervortreten. Die Ausschüttung von Granula erfolgt nur zögernd. In den vakuolisierten Zellen erkennt man einzelne grosse, meist tropfenförmige Schollen, die sich rot — rotviolett färben (Prenant-Methode). Die geschrumpften Kerne deuten unverkennbar auf degenerative Prozesse hin (Abb. 17 B).

Eine intensive Granulaproduktion ist jetzt in der ganzen Ausdehnung der Füllgewebelamellen zu beobachten. Damit können wir das der Reduktion unterliegende Füllgewebe von der Anlage des Vorhofsepithels einwandfrei unterscheiden (Abb. 18 A). In den Füllgewebezellen findet man Granula von ganz verschiedener Grösse, und zwar sind die grössten Schollen am häufigsten in den zentralen Zellen, d. h. dort, wo wir bei früheren Stadien die ersten Granula nachweisen konnten. Die Kerne zeigen neben degenerierten noch weitgehend intakte Formen (Abb. 18 B).

Gegen das Ende der Brutzeit nehmen die Füllgewebezellen an Grösse zu (Blasenzellen), und die Granula vereinigen sich zu einheitlichen Schollen, welche oft die geschrumpften Kerne umhüllen. Das körnige Protoplasma verschwindet ganz, sodass die Sonderung in Füllgewebe und Auskleidung noch deutlicher wird. Die Wände der blasigen Zellen erscheinen sehr dünn und liegen einander so eng an, dass die Interzellularspalten und -brücken nicht mehr hervortreten (Abb. 19 B).

Im Vorhofsepithel erkennt man eine Basalschicht und mehrere Lagen von Intermediärkernen, die sich in charakteristischen Reihen anordnen. Die Zellbildung hat bereits eingesetzt. Die Zellgrenzen werden hier einzig durch Interzellularspalten repräsentiert.

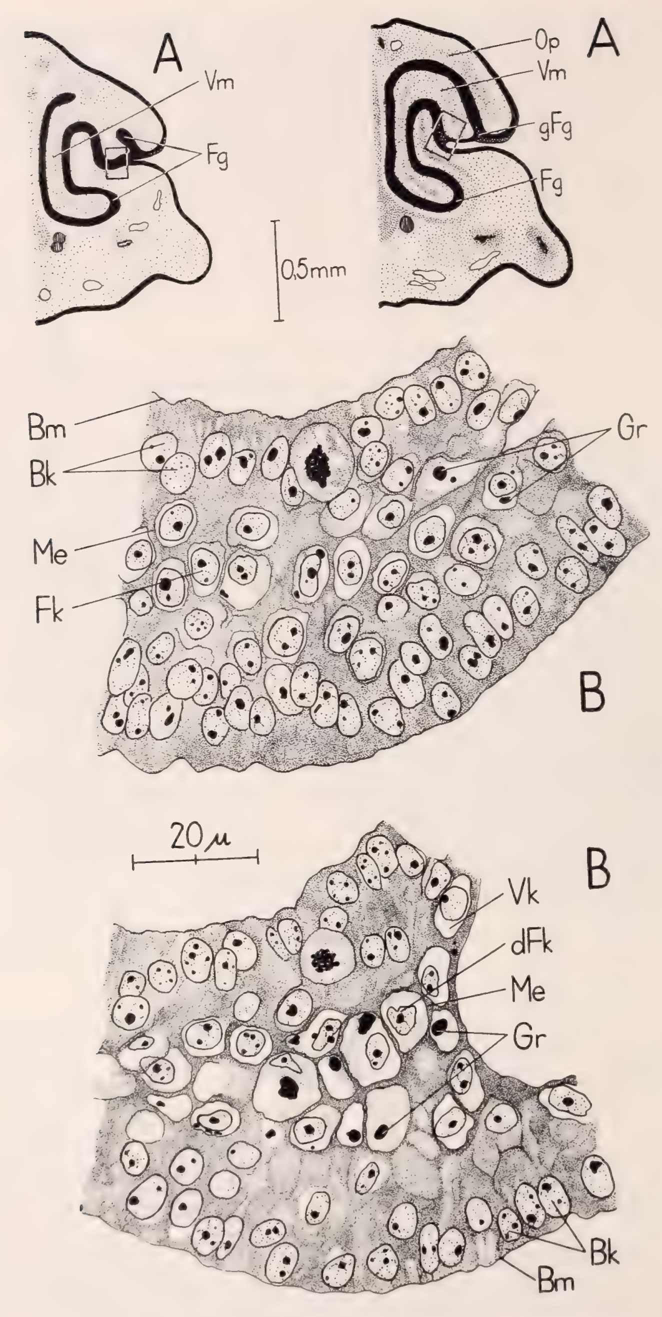


ABB. 16 und 17.
Der Beginn der Granulaproduktion im Füllgewebe.
Links, resp. oben: Wachtel 10. eTg, rechts, resp. unten: Wachtel 12. eTg, Querschnitt durch den Oberschnabel.
A = halbschematische Übersichten.
B = Ausschnitte aus dem Füllgewebe.

Die letzten Abbaustadien folgen einander sehr rasch. Zunächst löst sich das Füllgewebe vom Vorhofsepithel ab (Abb. 20 A). In den geschrumpften Zellen erkennt man teils Granulaschollen, teils enthalten sie eine homogene Substanz, in welcher die Kernreste als kleine Klumpen hervortreten. Der Vorgang der Membranauflösung lässt sich an vereinzelten Zellgruppen verfolgen (Abb. 20 B). Noch erhaltene Granulaschollen zeigen typische „Korrosionsformen", andere dagegen besitzen verwischte Konturen und färben sich nur noch schwach (Verquellung). An leeren Zellen erkennt man in überzeugender Weise die letzten Abbaustufen des Gewebes. So findet man noch intakte Zellen ohne Granula mit deutlichen Netzstrukturen und Kerntrümmern, während von den in Auflösung begriffenen Zellen einzig körnige Membranfetzen nachweisbar sind. Diese Membranreste lösen sich in Tröpfchenstrukturen auf, wobei besonders an Berührungsstellen von abgebauten Zellen Ansammlungen von Gerinnseln entstehen. Diese vermischen sich mit schleimartigen Substanzen, die vom respiratorischen Epithel der Haupthöhle abgesondert werden, und überziehen das Vorhofsepithel.

Die Entwicklung des Vorhofsepithels zeigt keine Besonderheiten. Die obersten Intermediärzellen flachen stark ab und verhornen, sodass am Schlüpftag sich ganze Lamellen von dem geschichteten Plattenepithel ablösen (Abb. 20 B′).

c) *Die Kennzeichen des Histogeneseverlaufs.*

Die Histogenese des Füllgewebes bei der Wachtel ist charakterisiert durch eine gewisse „Trägheit" der einzelnen Differenzierungsschritte. Daraus ergibt sich ein relativ starkes „Überlappen" der verschiedenen Entwicklungszustände. Wir versuchen trotzdem eine Gliederung des Entwicklungsverlaufs:

1. Phase A: 6.—10. e Tag (Wachstum). — Die Epithelmauer, welche die Anlage des Vorhofs darstellt, entsteht durch die Vereinigung der epidermalen Decken von äusserem und innerem Nasenfortsatz. Zunächst stellt sie ein undifferenziertes Gewebe dar. Die protoplasmatische Grundsubstanz ist nicht zellulär gegliedert. Durch Vermehrung der Kerne und des Protoplasmas entsteht ein homogenes epidermales Füllgewebe, das infolge der besonderen Entfaltung der Muscheln flächenhaft als Lamellen angeordnet wird.

2. Phase B: 11.—15. e Tag (Zellbildung und Granulasekretion). — Zellgrenzen als erste Differenzierungsprodukte des Protoplasmas erscheinen in der zentralen Zone des Füllgewebes. Der Vorgang der Zellbildung erfasst allmählich das ganze

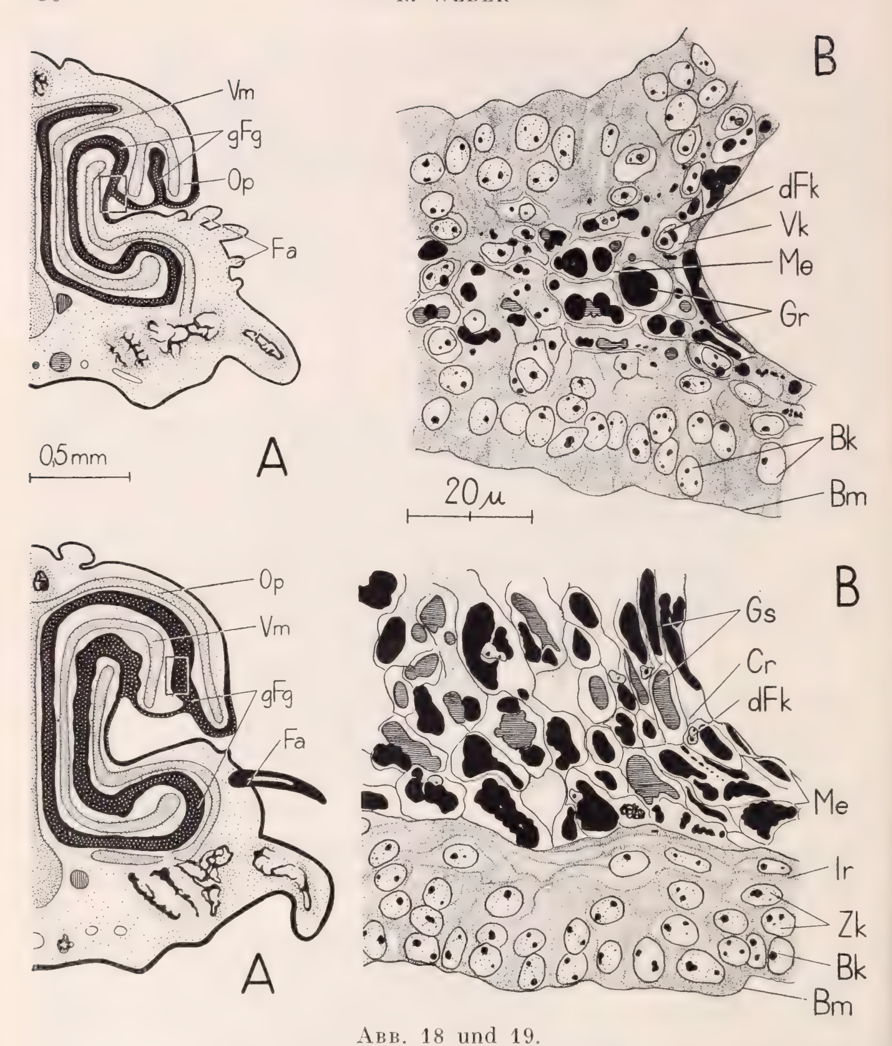


ABB. 18 und 19.

Die Reduktion des Füllgewebes.

Oben: Wachtel 14. eTg, unten: Wachtel 16. eTg, Querschnitt durch den Oberschnabel.

A = halbschematische Übersichten.
B = Ausschnitte aus dem Füllgewebe.

Gewebe, ohne aber auf die Basalschicht überzugreifen. Fast gleichzeitig findet intrazellulär eine Ausschüttung von Granula statt, zunächst wieder in den zentralen Zellen, dann nur langsam fortschreitend, auch in solchen der Basalzone. Die tropfenförmigen Granula werden grösser, fliessen zusammen und bilden grosse

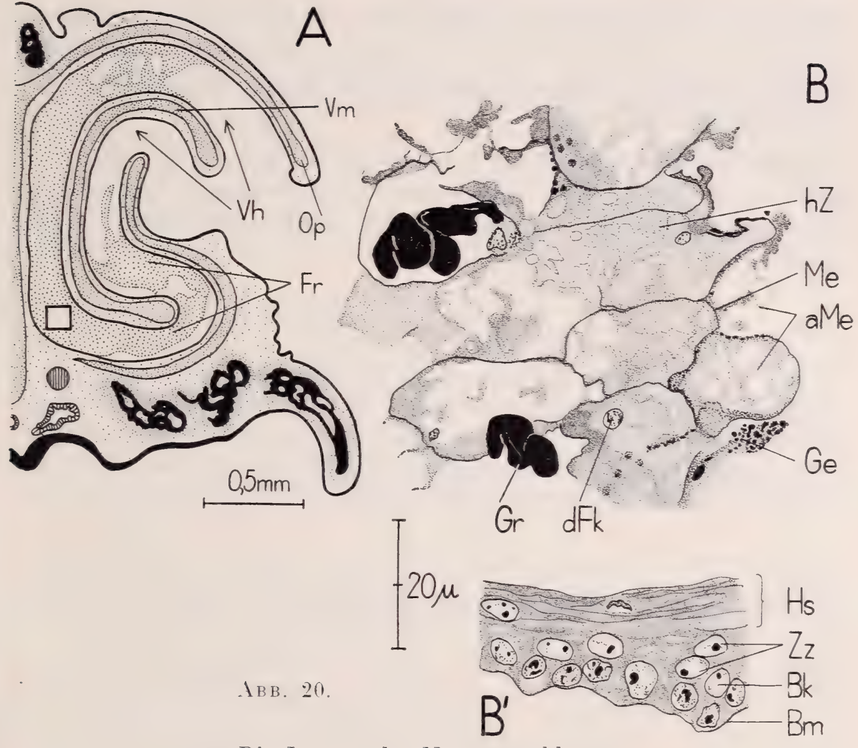


Abb. 20.

Die Lösung des Nasenverschlusses.
Wachtel Schlüpftag, Querschnitt durch den Oberschnabel.
A = halbschematische Übersicht.
B = Ausschnitt aus der Füllgewebezone.
B' = Ausschnitt aus dem Vorhofsepithel.

Schollen. Damit verlieren die nun blasenförmigen Zellen ihr gesamtes körniges Protoplasma, und die Zellkerne zeigen deutliche Schrumpfungsformen.

Gegen das Ende dieser Phase lassen sich auch das transitorische Füllgewebe und das sich bildende Vorhofsepithel voneinander unterscheiden. Das letzte entwickelt sich zu einer definitiven Epidermisstruktur und stellt am Schlüpftag ein geschichtetes Plattenepithel dar.

3. Phase C: 16.—18. e Tag = Schlüpftag (Abbau des Füllgewebes). — Anschliessend an die Konzentration der Granula in grossen Schollen erfolgt deren Verflüssigung. Bei diesem Vorgang, der allem Anschein nach sehr rasch ablaufen muss, entsteht in den Zellen eine homogene Masse, die gegenüber Farbstoffen anders

reagiert als die kompakten Schollen. Hervorzuheben ist das lange Andauern des Granulazustandes, da noch ca. 1 Tag vor dem Schlüpfen im Füllgewebe solche Schollen gefunden werden können.

Das Stadium der hyalinen Zellen wird rasch durchlaufen. Es folgt die Auflösung der Zellwände, deren gerinnselartige Abbaustoffe am Schlüpftag zusammen mit schleimähnlichen Stoffen nachgewiesen werden können.

3. *Vergleich des Histogeneseverlaufs bei Star und Wachtel.*

Die Morphogenese der äusseren Teile des Riechorganes zeigt bei Vögeln keine Besonderheiten, die etwa als gruppentypische Merkmale aufgefasst werden könnten. Nun wissen wir aber, dass sich homologe Organe in ihrer Entwicklung durch zeitliche Verschiebungen von Wachstums- und Differenzierungsvorgängen unterscheiden können. So

TABELLE 1.

Die zeitliche Folge der Differenzierungszustände bei Star und Wachtel.

Entwicklungszustand des Füllgewebes	Star		Wachtel		Phase
	e Tg	% Bd	e Tg	% Bd	
Bildung der Epithelmauer = Anlage der Vorhofs . .	4.—5.	31-39	6.—7.	33-39	A
Homogener epithelialer Füllgewebestrang	6.	46	9.	50	A
Zelluläre Struktur des Füllgewebes	7.	54	10.	56	A
1. Granulabildung	8.	62	11.	61	B
Granula im ganzen Füllgewebe	9.	69	13.	72	B
Zusammenfliessen der Granula wenig körniges Cytoplasma	10.	77	15.—16.	84-89	B
Verquellung der Granula (hyaline Zellen)	11.	85	17.	95	C
Schrumpfung des Füllgewebes event. Lösung des Zellverbandes, Membranabbau . .	12.—13.	93-100	18.	100	C

e Tg = Brutdauer in Embryonaltagen (absolut).
% Bd = relatives Alter bezogen auf die gesamte Brutdauer = 100 %.

weist PORTMANN (1938 *a*) auf die Bedeutung zeitlicher Verschiebungen in der Organogenese hin.

Wir führen den Vergleich von Star und Wachtel weiter, indem wir die Erscheinungen der Histogenese für das Füllgewebe der beiden Arten einander gegenüberstellen.

In Tab. 1 sind die wichtigsten Differenzierungsetappen für Star und Wachtel zusammengestellt. Ihr Auftreten im Laufe der Embryonalperiode wird sowohl in Bruttagen als auch in vergleichbaren %-Werten angegeben, wobei wir die arttypische Brutdauer = 100 % setzen.

Aus dieser Zusammenstellung folgt:

1. Bei Star und Wachtel durchläuft das Füllgewebe entsprechende Entwicklungszustände in gleicher zeitlicher Sukzession. Während im Falle des Staren der Verlauf der Histogenese viel straffer erscheint, gehen bei der Wachtel die einzelnen Zustände fliessend ineinander über.

2. Charakteristisch für den Staren ist die rasche Ausschüttung der Granula, die im Zeitraum von 3 Tagen, d. h. innerhalb eines Intervalls von 15 % der gesamten Brutdauer, ihren Maximalwert erreicht. Bis zur vollkommenen Lösung des Verschlusses wird der gleiche Zeitraum, ca. 15% der Brutdauer, beansprucht.

3. Bei der Wachtel beginnt die Granulaproduktion ungefähr im gleichen Zeitpunkt wie beim Staren, d.h. also ca. nach einem Zeitraum, der 61% der gesamten Brutzeit darstellt. Auffallend ist hier das lange Andauern des Granula-Zustandes im Füllgewebe, indem der Maximalwert erst nach ca. 86% der gesamten Brutdauer auftritt (Intervall = 25 %). Die Auflösung des Füllgewebes beansprucht nur kurze Zeit, sie ist am Schlüpftag beendet.

Bei Star und Wachtel zeigt der epidermale Verschlussmechanismus im Vorhof gleiche Entwicklungszustände, die auf entsprechende Potenzen dieser Epidermisbereiche zurückgeführt werden müssen. Die zeitlichen Verschiebungen im Durchlaufen der einzelnen Entwicklungsabschnitte, besonders des Granulastadiums (Phase B), sind evident und erfordern eine besondere Analyse.

Das Problem der zeitlichen Verschiebungen im Histogenese-

verlauf soll im folgenden Abschnitt diskutiert werden. Dabei ist es unerlässlich, noch andere Arten in den Vergleich einzubeziehen, da nur auf diese Weise eindeutige Aussagen ermöglicht werden.

C. Das zeitliche Verhalten der Verschlussbildungen.

1. *Der Zusammenhang zwischen Verschlussdauer und Länge der Brutzeit.*

Wir konnten zeigen, dass der Nasenverschluss bei systematisch weit entfernten Arten gleich entsteht und auf der Entfaltung von Epidermisstrukturen derselben Wertigkeit beruht. Es bleibt noch abzuklären, wie die mit dem Nasenverschluss verknüpften Entwicklungsprozesse zeitlich in der Embryonalperiode fixiert sind.

Dazu vergleichen wir vier ihrer systematischen Stellung nach verschiedene Arten, die in der Brutdauer und in der Entwicklungsweise voneinander abweichen. Sekundäre Stufen der Ontogenese kommen beim Staren *(Passeres)* und Wellensittich *(Psittaci)* vor. Die Brutdauer beträgt beim erstern 13 (= kurzbrütig), beim letztern 18 Tage (± langbrütig). Die einfachste Form der Entwicklung zeigt die Wachtel *(Galli)*, deren Brutdauer mit 18 Tagen angegeben werden kann. Die Situation des Alpenseglers *(Macrochires)* darf als Zwischenstufe bezeichnet werden, da die Ontogenesekriterien unverkennbar sekundärer Art sind, die Ranghöhe der Adultform aber recht gering ist (Portmann 1942).

Der Vergleich der erwähnten Arten soll zeigen, ob zeitliche Verschiebungen in der Entstehung, im Wachstum und in der Differenzierung des Füllgewebes auftreten. Insbesondere werden wir auf das Verhalten der Granulaphase achten müssen.

Dass wirklich vergleichbare Erscheinungen vorliegen, ergab die Untersuchung von Star und Wachtel. Entsprechendes gilt für den Wellensittich und den Alpensegler, in deren Füllgewebe die bekannten Differenzierungsvorgänge ablaufen, wobei die Membranbildung und vor allem die Granulaformen arttypische Besonderheiten aufweisen.

Die Abb. 21 fasst die Resultate der makroskopischen und histologischen Untersuchung des Nasenverschlusses in graphischer Form zusammen. Die Verschlussdauer wie auch das Auftreten bestimmter Differenzierungszustände können bei den untersuchten Arten direkt verglichen werden, da für die arttypisch abweichenden Brutzeiten eine Einheitsstrecke gewählt wurde. Die einzelnen Bruttage erscheinen auf dieser als Intervalle verschiedener Grösse. Mittels Signaturen wird der jeweils typische Differenzierungszustand des Füllgewebes angedeutet.

Aus Abb. 21 lesen wir zunächst ab, dass der embryonale Nasenverschluss in seiner Dauer mit der Länge der Brutzeit verknüpft ist. Er tritt überall früh, ungefähr nach Ablauf des ersten Drittels der Brutzeit auf. Die Lösung des Verschlusses ist in jedem Fall am Schlüpftag beendet. Somit erkennen wir, dass die relative Dauer des Nasenverschlusses bei den

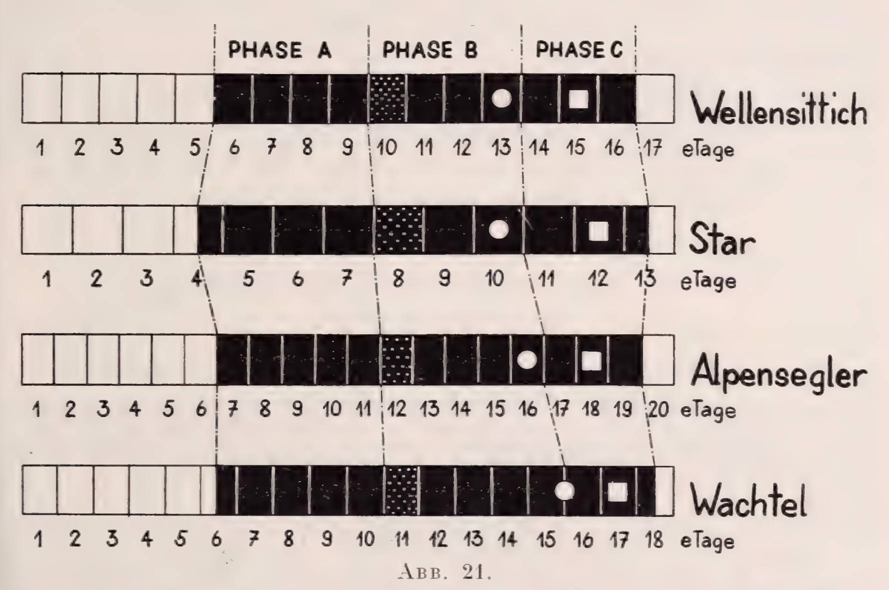


Abb. 21.

Die relative Dauer des embryonalen Nasenverschlusses und der Ablauf des Differenzierungsgeschehens im Füllgewebe.

Signaturen: Kleine Punkte = erste Granula im Füllgewebe.
grosser Punkt = Granulaschollen.
Quadrat = granulafreie, hyaline Zellen.
Phase A = Wachstum, Phase B = Granulaproduktion, Phase C = Reduktion des Füllgewebes.

untersuchten Arten übereinstimmt und dass sämtliche damit verbundenen Entwicklungsprozesse auf einen entsprechenden Zeitraum beschränkt sind. Die beiden letzten Drittel der Brutdauer können daher als Periode des Nasenverschlusses bezeichnet werden.

Im Gegensatz zur Einheitlichkeit der makroskopischen Erscheinungen des Nasenverschlusses bei verschiedenen Arten, ergeben sich im Differenzierungsgeschehen auffällige Unterschiede, die trotz relativer Zeitskala in der Granulaphase deutlich hervortreten. Ihre verschie-

dene Dauer muss auf Unterschiede in der Intensität des Sekretionsvorganges und des Abbauprozesses zurückgeführt werden; denn diese Phase beginnt überall ungefähr in der zweiten Hälfte der Brutzeit. So ergibt sich für die Wachtel eine relative lange, für Star und Wellensittich dagegen eine verkürzte Granulaperiode. Der Alpensegler muss in Bezug auf dieses Merkmal unbedingt den beiden letzten Arten zugeordnet werden, da die Abweichung in diesem Fall mit der Unsicherheit in der Altersbestimmung zusammenfällt.

Morphologisch lassen sich in der Form und der Anordnung der Granula arttypische Unterschiede nachweisen, immer aber wird die Granulaphase abgeschlossen von einem sog. Schollenstadium, wie es aus dem Zusammenfliessen isolierter Granula resultiert.

2. *Der Versuch einer vergleichbaren, quantitativen Erfassung des Abbauvorganges.*

Um die Einzelheiten des Abbauprozesses noch besser zeigen zu können, versuchen wir, die Erscheinungen der Histogenese für die oben erwähnten Arten quantitativ darzustellen. Dabei gehen wir von den folgenden Beobachtungen und Überlegungen aus.

a) Die Histogenese des Füllgewebes zeigt eine typische Wachstumsphase, in deren Verlauf die Zahl der Kerne / Flächeneinheit zunimmt. Im Füllgewebe erkennt man eine gleichmässige, zufällige Verteilung der Kerne. Nach dem Auftreten von Zellen erfahren diese eine beträchtliche Vergrösserung, sodass ihre Zahl / Flächeneinheit abnimmt. Folglich sollte einem definierten Entwicklungszustand eine bestimmte Zahl von Füllgewebezellen / Flächeneinheit entsprechen.

b) Da sich Zellen aber erst bilden, wenn die Kerndichte bereits ihren Maximalwert überschritten hat, so zählen wir anstatt der Zellen, die stets einkernig sind, die Kerne in einer vorgegebenen Füllgewebefläche aus, wir verwenden also die Kerndichte als Mass für die Zelldichte.

c) Für den Vergleich setzen wir bei jeder Art den Maximalwert der Kerndichte = 100% und geben die Kerndichtezahlen der folgenden Stadien in % — Werten dieser Grundgrösse.

d) Für die Brutzeiten wählen wir auf der Zeitachse eine Einheitsstrecke, auf welcher die Bruttage als relative Werte unter sich vergleichbar sind.

Bei einer solchen Darstellung müssen verschiedene F e h l e r - q u e l l e n beachtet werden:

a) *Die Altersbestimmung der Stadien:*

Trotz äusserlich identischem Entwicklungszustand kann es vorkommen, dass im Zustand des Füllgewebes Unterschiede auftreten. Es wurden daher, wenn möglich, zwei gleiche Stadien (äusserlich) berücksichtigt und von diesen minimal je vier Probeflächen ausgezählt.

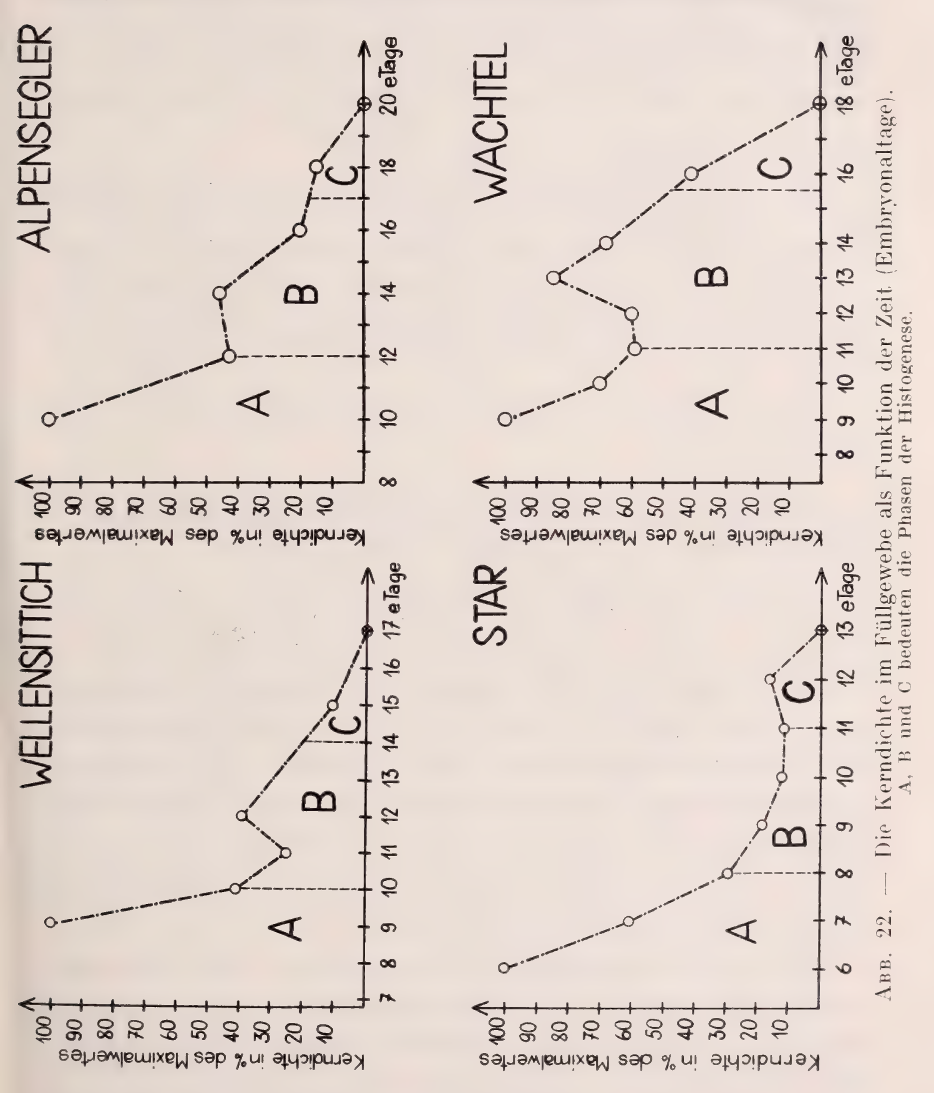


Abb. 22. — Die Kerndichte im Füllgewebe als Funktion der Zeit (Embryonaltage). A, B und C bedeuten die Phasen der Histogenese.

b) *Die Lage der Probeflächen im Füllgewebe:*

Der Entwicklungszustand des Füllgewebes zeigt nicht immer eine durchgehende Einheitlichkeit. Um solche Unregelmässigkeiten auszu-

schalten, wurde darauf geachtet, Flächen mit identischen Zellformen, die für die betreffenden Stadien typisch sind, auszuzählen.

c) *Die Herstellung der Schnitte:*

Es ist unmöglich, jede Schnittserie nach den genau gleichen Bedingungen herzustellen, sodass hier natürlich Unterschiede auftreten können. Besonders gilt dies für die über 13 e Tage alten Stadien, deren Schnäbel vor dem Schneiden enthornt werden mussten (S. 27). Die Auszählungen zeigen aber, dass die Unterschiede nicht allzu gross sind.

d) *Die Vergleichbarkeit der einzelnen Werte:*

Mit abnehmender Kerndichte vermindert sich die Wahrscheinlichkeit, in einem gegebenen Gewebeausschnitt eine bestimmte Zahl von Kernen zu finden. Infolgedessen sind die an den verschiedenen Stadien gewonnenen Werte nicht streng gleichwertig, da dieser Wahrscheinlichkeitsfaktor nicht berücksichtigt wurde. Es genügt festzuhalten, dass nach diesen Überlegungen die Maximalwerte im Vergleich zu den kleinern Werten zu gross sind. (Wir haben auf eine statistische Auswertung verzichtet, da sich im einzelnen doch nicht abschätzen lässt, welcher der erwähnten Faktoren die grösste Ungenauigkeit im Endergebnis bewirkt.)

Trotz aller dieser Einwände scheint uns diese Art der Darstellung gerechtfertigt, da sie uns in erster Näherung einen Überblick über die Besonderheiten des Abbauvorganges vermittelt (Abb. 22).

Die Kurven zeigen in besonders drastischer Weise beim Staren, dass ausgehend von einem maximalen Wert der Kerndichte ein Minimalwert am Schlüpftag erreicht wird.

Eine rasche, anhaltende Abnahme der Kerndichte ergibt sich für Star und Wellensittich. Sie fällt hauptsächlich in die Wachstumsperiode (A) des Füllgewebes. Dann tritt eine Verlangsamung ein, sodass nach bereits fortgeschrittener Granulasekretion (B) die Kerndichte mehr oder weniger konstant bleibt. Beim Wellensittich zeigt sich eine neue, nur unbedeutende Zunahme in der Kerndichte, was offenbar auf Schrumpfungserscheinungen im Füllgewebe zurückzuführen ist.

Wachtel und Alpensegler weisen insofern eine Ähnlichkeit auf, als bei beiden die Kurven zunächst abfallen, dann aber schon zu Beginn der Granulaphase (B) ihren Verlauf ändern, wobei für den Alpensegler ein „Plateau“, für die Wachtel dagegen ein neuer, beträchtlicher Anstieg der Kerndichte charakteristisch ist. Bei der letzten fallen sehr wahrscheinlich die Gewebeschrumpfungen sehr stark ins Gewicht.

Der Abfall der Kurven in der letzten Periode ist durch die eigentliche Auflösung des Füllgewebes bedingt.

Aus diesen Vergleichen ergibt sich für Arten mit verschiedenem Ontogenesemodus und abweichender Brutdauer eine gleiche relative Dauer des Nasenverschlusses sowie eine übereinstimmende Eingliederung der damit verbundenen Prozesse in die Embryonalperiode.

Der Verlauf des Abbauprozesses ist bei den untersuchten Arten verschieden. Star und Wellensittich als ranghohe Formen stimmen relativ gut überein, während die Wachtel als rangniedrige Form ein anderes Verhalten zeigt. Der Alpensegler steht den beiden ersten näher, lässt aber deutliche Anklänge an die Wachtel-Situation erkennen. Das gemeinsame Kennzeichen von Wachtel und Alpensegler besteht in der „Trägheit der Granulaphase“ (Vgl. S. 95).

D. Die Natur des Abbauvorganges.

1. *Regionalspezifische Epidermisbildungen.*

Bei den Vögeln ist mit den Gefiederstrukturen eine äusserst komplizierte Möglichkeit der Differenzierung von Epidermismaterial verwirklicht worden. Da das Federkleid den direkten Kontakt mit der Umwelt vermittelt, ist die verdeckte Epidermis zu einem grossen Teil ihrer unmittelbaren Schutzfunktion enthoben. Entsprechend findet man an befiederten Stellen eine nur schwach entwickelte Epidermis, während an unbefiederten, starker Beanspruchung ausgesetzten Körperteilen meist vielschichtige Epidermisdecken, eventuell sogar mächtige Hornmäntel vorkommen. Das letztere ist der Fall am Schnabel und an den Zehenkrallen, wogegen die Beine und Zehen geringere Hornstrukturen in der Gestalt von Schildern und Papillen aufweisen (Lange 1931).

Für das Verständnis der histogenetischen Vorgänge in der embryonalen Epidermis sollte über das Endziel des Differenzierungsprozesses Klarheit herrschen, d.h. die für eine gegebene Körperstelle typische Integumentstruktur muss in ihrem definitiven Zustande bekannt sein. Dann können wir den Sonderbildungen der Epidermis eigene Differenzierungswege zuweisen, deren Vergleich für die „morphologische Wertigkeit“ der definitiven Strukturen bedeutungsvoll ist.

Die Anlagen von Oberschnabel und Zehenkrallen sind durch früh embryonal erscheinende Epidermisverdickungen ausgezeichnet, während die übrige Körperdecke zur gleichen Zeit den zweischichtigen Zustand noch kaum überschritten hat. Solche früh auftretende Entwicklungsunterschiede gilt es bei einem Vergleich der Histogenese von Epidermisstrukturen zu beachten.

Das Verschlussgewebe in den äusseren Nasenöffnungen eignet sich nun vorzüglich, um die ersten epidermalen Schichten in ihrem Schicksal zu verfolgen. Die im Verlaufe der Histogenese beobachtete Granulasekretion deckt sich mit Erscheinungen, die für die sog. „Epitrichialschicht" des embryonalen Vogelintegumentes verschiedentlich beschrieben wurden. Wir müssen uns daher mit dieser besonderen Epidermisstruktur beschäftigen.

2. *Die Frage des Periderms bei Vögeln.*

Das Periderm als ontogenetisch auftretende Epidermisschicht ist vielfach bei Untersuchungen über die Entwicklung von Integumentgebilden beschrieben worden (Kerbert 1877, Jeffries 1883, Gardiner 1885, Rosenstadt 1897, Lewin 1903, Krause 1906, Branca 1907, Bartels 1944). Bei diesen Autoren findet man weder übereinstimmende Ansichten über die Ausdehnung noch klare Darstellungen der Histogenese dieses transitorischen Epidermisanteils.

Dies hängt offenbar damit zusammen, dass selbst Welcker (1866), welcher das „Epitrichium" an Embryonen von *Bradypus tridactylus* L. und anderen Säugetieren erstmals erwähnt hat, diesen Begriff in sehr weiten Grenzen gebrauchte. Massgebend ist die Lage dieser Schicht epidermoider Zellen über den hervorspriessenden Haaren, während die histologischen Merkmale weniger hervorgehoben werden. In der Folge wurden auch „Epitrichialbildungen" und damit verbundene Häutungsphänomene bei Vogelembryonen beschrieben. Die eingangs erwähnten Kontroversen bezüglich dieser Schicht liegen darin begründet, dass in den meisten Fällen nur bestimmte Epidermalbildungen (Schnabel, Eizahn, Körperhaut) beachtet wurden. Die Diskrepanz in der Nomenklatur geht aus Tab. 2 hervor, in welcher die Bezeichnungen für die obersten Schichten der embryonalen Vogelepidermis zusammengestellt sind.

Die Nomenklatur lässt sich weitgehend vereinfachen, wenn wir von phylogenetischen Erwägungen absehen und die Entwicklungsgeschichte der Epidermis als Ausgangspunkt wählen. Wir bezeichnen daher alle über den definitiv verhornenden Epidermisschichten gelegenen

Tabelle 2.

Bezeichnungen für die obersten Zellschichten der embryonalen Epidermis.

<table>
<tr><th>Äusserste Zellschicht (Epiblast ?)
meist mit Granula</th><th>untere Zellschichten Zahl verschieden
immer mit Granula</th><th>Autor</th></tr>
<tr><td>Epitrichialschicht</td><td>Granulaschicht</td><td>Kerbert (1877)</td></tr>
<tr><td>Epitrichial Layer</td><td>Granular Layer</td><td>Jeffries (1883)</td></tr>
<tr><td>Epitrichium</td><td>Körnerschicht</td><td>Gardiner (1885)</td></tr>
<tr><td>Teloderm, Supra-epithelschicht</td><td>Granulaschicht</td><td>Mehnert (1896)</td></tr>
<tr><td>flache Schicht</td><td>Körnerschicht</td><td rowspan="2">Rosenstadt (1896)</td></tr>
<tr><td colspan="2">Epitrichium
(Kennzeichen : Granulazellen)</td></tr>
<tr><td>Periderm</td><td>Körnerschicht</td><td>Krause (1906)</td></tr>
<tr><td>Couche superficielle</td><td>Couche granuleuse</td><td rowspan="2">Branca (1907)</td></tr>
<tr><td colspan="2">Epitrichium</td></tr>
<tr><td colspan="2">Epitrichium
(Kennzeichen : embr. Abstossung)</td><td>Lewin (1908)</td></tr>
</table>

Zellen als Periderm. (Der Begriff des „Epitrichiums" ist nur dann sinnvoll, wenn die Epidermis Haare bildet.) Das Periderm umfasst demnach bei Vögeln den obersten Teil der embryonalen Epidermis, der keinen typischen Verhornungsvorgang, dafür einen besonderen Reduktionsprozess zeigt. Schreitet der Reduktionsvorgang nicht bis zur Auflösung der Peridermzellen fort, was an Stellen mit starker Hornbildung vorkommen kann, so lösen sich ganze Zellkomplexe ab. Diese Erscheinungen wären dann als Häutungen zu bezeichnen. Weiter messen wir der begrifflichen Sonderung der äussersten Schicht der embryonalen Epidermis (= „Epitrichialschicht" der älteren Autoren) keine besondere Bedeutung bei, da die abgeflachte Form der Zellen sicher auf ihre periphere Lage zurückgeführt werden muss und nicht eine besondere Differenzierungsstufe darstellt. Die gleiche Schicht zeigt in den meisten Fällen auch deutliche Granula, welche dann in den tiefer-

liegenden Schichten des Periderms (= „Granulaschicht" der älteren Autoren) immer nachweisbar sind. Je nach der Zahl der gebildeten Epidermiszellen kann die Dicke des Periderms verschiedene Ausmasse annehmen. Bei Vögeln finden sich an der Spitze des Oberschnabels, den Zehenkrallen und im Vorhof des Riechorganes besonders ausgedehnte Peridermbildungen. Die gleichen Stellen zeigen auch früh embryonal verdickte Epidermisschichten, sodass wir das Periderm als deren Differenzierungsprodukt auffassen müssen.

Es wurde bereits darauf hingewiesen, unter welchen Umständen bei Vögeln Anzeichen einer embryonalen Häutung vorkommen können. An unsern Embryonalserien wurde die Ablösung eines zusammenhängenden Periderms nie festgestellt, wie dies für viele Säugerembryonen charakteristisch ist.

Diese embryonalen Häutungserscheinungen solchen der squamaten Reptilien gleichzusetzen (KRAUSE 1906), scheint uns nicht zulässig, da es sich eher um äusserlich übereinstimmende Vorgänge handelt, denen aber verschiedene Mechanismen zugrunde liegen.

Der oben erwähnten Auffassung entspricht es auch, dass das Periderm bei Vögeln als phylogenetisches Merkmal gewertet wird („Reliktbildung" JEFFRIES 1883, „phylogenetisches Organ" ROSENSTADT 1897). Andere, so GARDINER (1885) und STUDNIČKA (1909 Säuger), betrachten diese Schicht als eine embryonale Vorstufe der Hornschicht, da die Peridermzellen noch nicht fähig sind, echte Verhornungsstrukturen zu liefern. Wir schliessen uns dieser Auffassung an, da sie sich an der Histogenese der Integumentgebilde ohne weiteres verifizieren lässt.

3. *Die Natur des Abbauvorganges im Füllgewebe.*

Aus der für das Periderm gegebenen Definition lässt sich unschwer ableiten, dass das Füllgewebe im Vorhof des Riechorganes bei Vogelembryonen diesem gleichzusetzen ist; denn es entsteht aus den ersten epidermalen Zellgenerationen, topographisch liegt es unmittelbar über der sich bildenden Hornschicht (Stratum corneum) und es zeigt im Laufe seiner Entwicklung eine starke Granulaproduktion. Für die Histogenese des Periderms können wir daher auf die für das Füllgewebe gegebene Darstellung

verweisen (S. 37 ff.). In diesem Abschnitt müssen wir die Abbauphänomene präzisieren, damit wir sie mit den Erscheinungen der Verhornung vergleichen können. Daraus ergibt sich dann die Wertung der Peridermbildung.

Bekanntlich äussert sich der Reduktionsvorgang im Füllgewebe zunächst in einer intrazellulären Sekretion von Granula. Offenbar handelt es sich dabei um eine Entmischung von Protoplasmabestandteilen. Die Granulabildung schreitet fort, bis das gesamte körnige Protoplasma abgebaut und in grosse Schollen übergeführt ist.

Die Untersuchung der Granula ergibt, dass diese schon in der lebenden Zelle vorgebildet sind und nicht zufällige, durch die Fixierung provozierte Artefakte darstellen. Dieser Tatbestand geht hervor aus Supravitalfärbungen, die an Peridermstücken der Oberschnabelspitze (Star 10. e Tag) mit Methylenblau, Neutralrot (basisch) und Trypanblau (sauer) vorgenommen wurden. Diese Färbungsversuche liessen zudem erkennen, dass die Zellwände und die Kerne sich eher mit basischen, die Granula dagegen leichter mit sauren Farbstoffen darstellen lassen. Aus der vitalen Färbbarkeit der Kerne müssen wir schliessen, dass diese ihre normale Reaktion (nicht färbbar) verloren haben.

Ausserdem wurde versucht, die Granula mittels histochemischer Reaktionen zu identifizieren. Wir untersuchten Schnitte vom Wellensittich (13. e Tag = maximales Granulastadium) nach der von Waldeyer (1882) eingeführten Methode zum Nachweis von Keratohyalinsubstanz und erhielten die nachstehenden Resultate:

a) *Kontrolle:*

Schnitt unbehandelt, Färbung Fe-Hämatoxylin — Füllgewebe mit zahlreichen Granula

b) *Säureversuch:* HCl Zimmertemperatur ca. 18° C

1 n HCl 2—4 h Einwirkung ..... ohne grosse Veränderungen
5,2 n „ 4 „ „ ..... Granula unverändert.
Resultat: konzentrierte Säure verändert Granula nicht.

c) *Laugenversuch:* KOH Zimmertemperatur ca. 18° C

1 n KOH kurze Zeit ..... Schnitte vollkommen aufgelöst

1/10 n KOH ½ h Einwirkung	Granula verschieden gross, dunkle und helle, Quellung ?
1/10 n „ 1 h „	Granula im allgemeinen gleichmässig gefärbt, Quellung ?
1/10 n „ 2 h „	wie oben.

Resultat: Schwache KOH löst die Granula nicht mehr, es zeigen sich höchstens Quellungserscheinungen.

d) *Verdauungsversuch:* Pepsin-HCl-Extrakt Thermostattemperatur 38° C

Pepsin-HCl ½ h Einwirkung	Granula überall vollkommen gelöst, Kerne und Membranen erhalten
„ „ 1 h „	Granula gelöst, einzelne Zellen mit Netzstrukturen
„ „ 1½ h „	Granula als feine Körnchen, letzte Reste
„ „ 3½ h „	Zellen des Füllgewebes mit starken Membranen, Granula gelöst
„ „ 4 h „	Granula gelöst, Kerne Degenerationsformen

Resultat: Pepsin-HCl-Extrakt löst die Granula relativ rasch, ohne aber die Zellwände abzubauen.

Auf Grund dieser Ergebnisse dürfen wir die im Füllgewebe (Periderm) erscheinenden Granula eindeutig in die Klasse von Substanzen, die Waldeyer (1882) als Keratohyalin bezeichnet hat, einordnen. Obwohl über die chemische Zusammensetzung dieser Stoffe, die auch in der reifen Epidermis von Reptilien und Säugetieren anzutreffen sind, noch keine Klarheit besteht, können wir sie doch nach ihrem Verhalten sicher als nicht fettartig, dafür aber als Eiweisskörper ansprechen.

Die Granulationen bleiben nicht erhalten, sondern unterliegen im Verlaufe der Entwicklung des Füllgewebes der Auflösung (S. 40, 51). Der Umschlag zur Verflüssigung, der anscheinend ziemlich rasch erfolgt, ist daran zu erkennen, dass die Granula sehr gross werden (Quellung) und ihre ursprüngliche Reaktion gegenüber Farbstoffen verlieren, sodass sich der homogene Zellinhalt ganz anders färbt (Tab. 3).

Aus Tab. 3 lesen wir ab, dass sich die Verquellung der Granula bei verschiedenen Färbemethoden deutlich zu erkennen gibt. Wie

Tabelle 3.

Die Farbreaktionen der Granula während der Verquellung bei verschiedenen Färbungen.

Zustand der Granula	Prenant		Azan	Mann
	normal	enthornt		
Granula maximal	rot-karmin *(Eosin)*	hellviolett-rotviolett *(Fe-Hämat.)*	rot *(Azokarmin)*	rot *(Eosin)*
Granula verquellend	blass-rosa *(Eosin)*	hellviolettgrau *(Fe-Hämat.–Lichtgrün)*	blass rot *(Azokarmin)*	hell-lila *(Methylblau-Eosin)*
Zellen hyalin	grün *(Lichtgrün)*	dunkelviolett grün *(Fe–Hämat.–Lichtgrün)*	blau *(Anilinblau)*	blau *(Methylblau)*

weit sich dabei ihre chemische Konstitution ändert, kann aus dem Umschlag im Verhalten gegenüber Farbstoffen nicht geschlossen werden. In der Abnahme der Viskosität, die bei dem Quellungsvorgang zu beobachten ist, haben wir ein Indiz für ablaufende fermentative Spaltungen.

Bei diesen Vorgängen erweisen sich die Kerne als resistent, d. h. sie unterliegen einem eigenen Degenerationsprozess. Sie schrumpfen allmählich ein, verlieren ihre typische Binnenstruktur und erscheinen schliesslich als Chromatinbrocken in den Zellen. Die Reduktion des Füllgewebes verläuft also in entgegengesetztem Sinne zum Differenzierungsgeschehen, da zuerst das körnige Protoplasma, dann die Granula und schliesslich die Zellwände abgebaut werden.

Offenbar liegt hier ein Fall von physiologischer Gewebereduktion vor. Von Wirbeltieren sind bisher derartige Phänomene an Amphibienlarven im Zusammenhang mit Metamorphosestudien beschrieben worden. Looss (1889) hebt als wichtiges Prinzip dieser physiologischen Reduktionsvorgänge hervor, dass im Falle der Wirbeltiere nicht Phagocyten die Hauptrolle spielen, sondern vielmehr die Körperflüssigkeit dazu befähigt ist, Zellbestandteile aufzulösen. Allerdings lässt er die Möglichkeit offen, dass unverdauliche Reste durch Phagocyten dem Stoffwechsel wieder zuge-

führt werden können. Im Falle des Füllgewebes werden die entstehenden Abbaustoffe wohl kaum wieder für den Aufbau verwendet; denn infolge der zunehmenden Verhornung des Vorhofsepithels wird die Zirkulation des Saftstromes in den Interzellularspalten erschwert. Die dicht aneinanderliegenden Hornlamellen bilden eine Schranke, welche die Kommunikation mit den Interzellularlücken der tiefern Schichten der Epidermis und des Bindegewebes verhindert. Die Zerfallsprodukte müssen demnach in die noch vorhandene Amnionsflüssigkeit übergehen und werden sehr wahrscheinlich mit dieser resorbiert. An Stellen intensiver Verhornung (z. B. seitlicher Rand des Oberschnabels) kann es vorkommen, dass die Peridermzellen im Verband vor ihrer vollkommenen Auflösung abgestossen werden. Ob solche isolierte Peridermstücke sich in der Amnionsflüssigkeit noch ganz auflösen, entzieht sich unserer Kenntnis.

Dass dieser für Peridermzellen charakteristische Reduktionsvorgang ganz bestimmten Schichten des embryonalen Integuments zugeordnet erscheint, kann den Untersuchungen von Bartels (1944) entnommen werden. Seine Experimente über die morphogenetische Wirkung des Thyroxins auf die embryonale Körperbedeckung bei Vögeln ergeben, dass das Differenzierungsgeschehen nur dann beeinflusst werden kann, wenn die einzelnen Integumentbezirke ihre Reaktionsbereitschaft gegenüber Thyroxin erlangt haben. Die Reaktion auf einen überschwelligen Thyroxinreiz äussert sich in der beschleunigten Entstehung der typischen Integumentstruktur, wobei Periderm- und Epidermisanteil immer im normalen Schichtenverhältnis gebildet werden. Das Thyroxin bestimmt also nicht über Periderm- oder Epidermisentwicklung, sondern es vermag allein, die für beide typischen Differenzierungsprozesse in bestimmten Grenzen zu beschleunigen.

Die Entscheidung über die Entwicklungsrichtungen (Periderm-Epidermis) des embryonalen Integuments dürfte sehr früh erfolgen, und zwar beim Entstehen der einzelnen Zellgenerationen. Diese Hypothese lässt sich indirekt aus der Histogenese des Füllgewebes beweisen. Wir stellten fest, dass die ersten Schichten des Integuments, mit Ausnahme der Basalschicht, später Peridermstrukturen ergeben, während die später entstandenen Zellen (= Abkömmlinge der Basalschicht) die definitive Epidermis aufbauen (Vgl. S. 43).

Somit leiten wir ab, dass die Differenzierung im Sinne von Periderm oder definitiver Epidermis Grundeigenschaften (Potenzen) zeitlich einander folgender Integumentgenerationen darstellen.

Die Hornschicht (Stratum corneum) der definitiven Epidermis ergibt sich aus einem anderen, von der Peridermentwicklung abweichenden Differenzierungsgeschehen, für welches die Verhornung der Zellen typisch ist. An einer bestimmten Körperstelle beginnt die Verhornung erst, wenn die peripheren Peridermzellen bereits stark mit Keratohyalinkörnern besetzt sind. Die Eigenschaft zu verhornen, muss als ein Kennzeichen von spätern Zellgenerationen des embryonalen Integuments angesehen werden. Wir verweisen nochmals auf die Entwicklung der Vorhofsepithels, das erst später angelegt wird und dessen Verhornung im Vergleich zum Schnabel weniger intensiv ist, aber keine prinzipiellen Unterschiede erkennen lässt.

Nach Branca (1907) verhornen zunächst die Tonofibrillen (= Differenzierungsprodukte des Protoplasmas), dann die Interfibrillärsubstanz und schliesslich die Zellwände. Die Zellkerne bleiben, wenn sie auch schrumpfen, erhalten. Bei Vögeln findet sich in der Epidermis normalerweise keine Granulaschicht (Stratum granulosum im engern Sinne), die als Vorstufe der Hornschicht betrachtet werden könnte (Lange 1931). Damit scheint für die Verhornung die keratohyalinführende Schicht nicht eine notwendige Voraussetzung zu sein. Dieser Weg der Epidermisentwicklung stellt bei Vögeln die Norm dar; die dabei auftretende Art der Verhornung bezeichnet Branca (1907) als sekundär.

Die Eischwiele als transitorisches Integument zeigt nach Branca (1907) eine besondere Modifikation der Verhornung, welche als primäre bezeichnet wird. Prinzipiell sind keine Unterschiede gegenüber der sekundären zu verzeichnen, nur dass der Verhornungsprozess in der Eischwiele unregelmässiger und selbst in den einzelnen Zellen nicht gleichmässig abläuft.

Im Laufe der Entwicklung sondert sich das embryonale Integument der Vögel in zwei morphologisch verschiedene Teile, nämlich in Periderm und definitive Epidermis. Der Reduktionsvorgang des peridermalen Füllgewebes und die Verhornungserscheinungen der Epidermis können nun miteinander in Beziehung

gesetzt werden, wenn auch in beiden Fällen ganz verschiedene Strukturen zustande kommen.

Nach BIEDERMANN (1926) darf aus den bisherigen Untersuchungen über den Verhornungsprozess bei Wirbeltieren geschlossen werden, dass sich Keratin stets in Form von Fibrillen (geformtes Sekret) differenziert, während das übrig bleibende Protoplasma unter Bildung von Keratohyalin „degeneriert".

Im Falle der Vögel enthalten die Peridermzellen keine Tonofibrillen, d. h. ihr gesamtes Protoplasma entspricht der Interfibrillärsubstanz der eigentlichen Epidermiszellen. Die starke Keratohyalinproduktion der Peridermschicht lässt sich aus dieser Tatsache verstehen. Das Fehlen der Keratohyalinsubstanz in den Intermediärzellen der Epidermis wäre damit zu begründen, dass hier das gesamte Protoplasma in Fibrillen übergeführt wird. Eine in dieser Hinsicht extreme Situation zeigt die Entwicklung der Eischwiele, wo schon sehr früh zahlreiche Fibrillen entstehen (BRANCA 1907). Ein ähnliches Verhalten zeigen diejenigen Zellen, welche den Rand der äusseren Nasenöffnung bilden. Auch bei der weniger intensiven Verhornung des Vorhofsepithels werden die Zellen in homogene Hornlamellen übergeführt, ohne dass eine keratohyalinhaltige Zwischenstufe auftritt.

Wenn wir die Formulierung von BIEDERMANN (1926) annehmen, so ergibt sich, dass beim Fehlen von Tonofibrillen die Voraussetzungen für eine normale Verhornung fehlen, d. h. es muss eine Peridermstruktur mit intensiver Keratohyalinsekretion entstehen. Die tonofibrillenhaltigen Zellen des Integuments ermöglichen eine Verhornung, wobei im Extrem (fehlende Interfibrillärsubstanz) gar kein Keratohyalin gebildet wird.

Dass Keratohyalinsekretion und Verhornung einfach die Folge schlechter Ernährungsverhältnisse im Gewebe darstellen (APOLANT 1901, Säugetiere), ist kaum anzunehmen. Dadurch wären die komplizierten Funktionsstrukturen, wie sie die Horngebilde darstellen, in ihrer Genese weitgehend von äusseren Bedingungen abhängig. Diese Vorgänge sollten eher als Begleiterscheinungen verschiedener Differenzierungsmöglichkeiten bezeichnet werden.

Alle unsere Beobachtungen deuten darauf hin, dass Periderm- und Epidermisstrukturen auf Grund gesetzmässig geordneter Differenzierungs-

vorgänge entstehen. Beide stellen verschiedene Realisationsstufen von embryonalem Epidermismaterial dar, wobei wir beachten, dass das Periderm dem feuchten Milieu (Embryonalphase) und die definitive Epidermis dem Leben in Luft zugeordnet sind. Somit kommt dem Periderm eine nur geringe, der Epidermis und ihren Anhangsgebilden hingegen eine bedeutende Schutzfunktion zu.

In der Embryonalperiode unterscheiden wir die folgende Sukzession von Integumenttypen :

1. Primäre Differenzierungsstufe = Periderm.

Diese Schichten gehen aus den ersten Zellgenerationen des Integuments hervor. Die Zellen verhornen nicht und zeigen einen besonderen Reduktionsvorgang, welcher mit einer starken Keratohyalinsekretion eingeleitet wird. Dieses transitorische Integument wird nach dem Verlust nicht mehr ersetzt.

2. Abgeleitete Differenzierungsstufen: Verhorntes Integument.

a) *Intermediäre Stufe = Eischwiele.*

Die Elemente des Hornkegels entstehen später als diejenigen des Periderms. Die intensive Fibrillenbildung in den Zellen führt zu einer totalen Verhornung, die aber nur unregelmässig und zögernd verläuft (= 1. Verhornung Branca 1907). Als transitorisches Integument ist die Eischwiele funktionell dem Schlüpfakt zugeordnet.

b) *Sekundäre Stufe = Epidermis mit Anhangsgebilden.*

Ihre Grundlage bilden die spätern Zellgenerationen, die unmittelbar der Basalschicht aufliegen. Die Zellen verhornen gleichmässig und relativ rasch (= 2. Verhornung Branca 1907). Die Körperdecke kann sehr verschiedenen Funktionen dienen, typisch ist ihre Fähigkeit zur physiologischen Regeneration.

4. *Die Bedeutung des acellulären Initialzustandes des Füllgewebes.*

Der Frühzustand des epidermalen Füllgewebes stimmt weitgehend mit demjenigen eines Symplasmas überein (Abb. 6, 14). Die gleichartigen Kerne sind von einer locker gebauten Grundsubstanz umgeben, die ohne Zweifel den Charakter eines

Protoplasmas im Sinne von HEIDENHAIN (1907) aufweist. Bekanntlich setzen an diesem homogenen epidermalen Füllstrang die ersten Differenzierungserscheinungen in der Form von Z e l l - b i l d u n g ein. Die Zellgrenzen entstehen sehr wahrscheinlich aus dem ursprünglich homogenen Protoplasma. Das Auftreten von Blasenzellen, wie sie für späte Zustände des Füllgewebes charakteristisch sind, deutet darauf hin, dass die Zellwände fähig sind zu wachsen. Sie müssen als m e t a p l a s m a t i s c h e B i l d u n g e n im Sinne von HEIDENHAIN aufgefasst werden. Der Vorgang der Zellbildung scheint in irgend einer Weise mit den Kernen verknüpft zu sein; denn es werden nie mehrkernige Plasmabezirke abgetrennt, und in der Zone der Basalkerne tritt dieses Phänomen in einer modifizierten Weise, zeitlich später auf (Histogenese des Vorhofsepithels).

In seiner Kritik der „B a u s t e i n l e h r e", resp. der „Z e l l e n l e h r e", welche morphologisch und physiologisch individualisierte Bezirke (Zellen) als Ausgangszustände für den Metazoenkörper oder dessen Gewebekomplexe postuliert, weist HEIDENHAIN (1907) mit Nachdruck auf das p r i m ä r e V o r - k o m m e n v o n S y m p l a s m e n i n d e r H i s t o g e n e s e v o n M e t a z o e n hin. Diese Tatsache sowie die Existenz von Zellverbindungen (Interzellularbrücken) widersprechen in jedem Falle den Postulaten der „Zellenlehre". Wir können den von HEIDENHAIN (1907) zitierten Beispielen primär vorkommender Symplasmen in der Histogenese der Herzmuskulatur und des Knorpels bei Wirbeltieren aus den gleichen Erwägungen die Frühentwicklung des Füllgewebes im Vestibulum der Vögel an die Seite stellen.

Wir vermuten in diesem Weg der Histogenese, bei welchem ausgehend von einem Symplasma ein mehr oder weniger ausgeprägt zellulär gegliedertes Gewebe aufgebaut wird, die A u s w i r k u n g e i n e s g e n e r e l l e n D i f f e r e n z i e r u n g s p r i n z i p s. Auch die frühesten Entwicklungsabläufe von Wirbellosen und Wirbeltieren zeigen entsprechende Situationen. Wir erinnern an die syncytiale Delamination bei gewissen *Coelenteraten*, die superficielle Furchung bei *Insecten* (Blastodermbildung) sowie an die discoidale Furchung bei *Teleostiern (Salmo)*.

HEIDENHAIN (1907) sieht in dem Vorgang der Zellbildung eine der wichtigsten Voraussetzungen für die Heranbildung höherer Formzustände. Dies scheint in vielen Fällen zuzutreffen. Wir weisen

aber darauf hin, dass das Füllgewebe im Vorhof der Vögel ausgesprochen transitorischen Charakter hat und infolgedessen für komplexere Strukturbildung bedeutungslos ist. Vielleicht ist die Zellbildung im Füllgewebe aufzufassen als die Realisation von Potenzen, die für embryonales Epidermismaterial typisch sind.

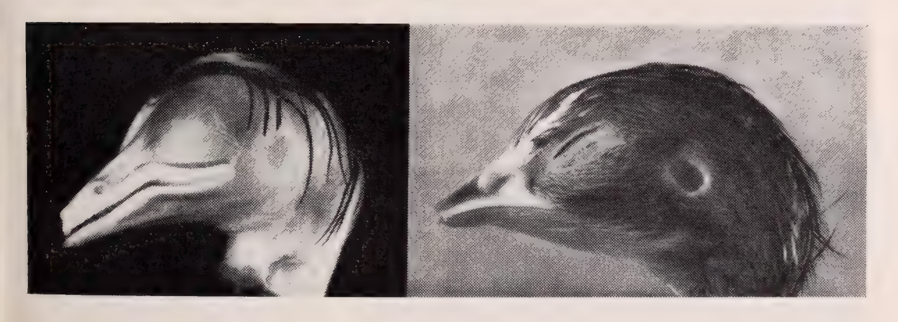
II. DIE „AMNIOTISCHEN VERSCHLÜSSE" IN DER ONTOGENESE RANGHOHER VÖGEL

1. *Entstehung und Struktur der „amniotischen Verschlüsse".*

Das Auftreten solcher Verschlussmechanismen in der Ontogenese ranghoher Vögel wurde von Portmann (1938 *a*, 1939, 1942) beschrieben. Hier haben wir uns mit den strukturellen Grundlagen, auf denen der Verschluss von Auge und Ohr sowie die Versenkung der Federanlagen beruhen, zu befassen. Von besonderer Bedeutung erscheint dabei der Zeitpunkt, in welchem die erwähnten Bildungen zustande kommen.

Wenn wir Star und Wachtel im frisch geschlüpften Zustande vergleichen, so erkennen wir mit aller Deutlichkeit den Unterschied zwischen diesen beiden Jugendgestalten (Abb. 23).

Die „Nacktheit" des Staren ist eine Folge der Versenkung der Federanlagen unter die Haut. Von diesem Prozess bleiben ganz bestimmte Gruppen von Federkeimen unberührt und wachsen zu den



A Abb. 23. B

Vergleich von Star und Wachtel am Schlüpftag.
Köpfe von fixierten Exemplaren (Ca. 2,5: 1). Man beachte den Zustand des Gefieders, die Augen-, Ohr- und Nasenregion.

sog. Nestlingsdunen aus (siehe Scheitelzone in Abb. 23 A). Die Lidränder berühren sich innig, und auch die Mündung des äusseren Gehörganges wird in ähnlicher Weise durch das Entgegenwachsen zweier Hautfalten verschlossen. Diese epidermalen Wucherungen bewirken, dass die noch nicht ausdifferenzierten Sinnesorgane den Einflüssen der Umgebung nicht direkt ausgesetzt sind.

Die Wachtel hingegen ist ausgezeichnet durch das völlige Fehlen von solchen „amniotischen Verschlüssen". Alle Federanlagen sind ausgewachsen, und die Mündung des äusseren Gehörganges, die während

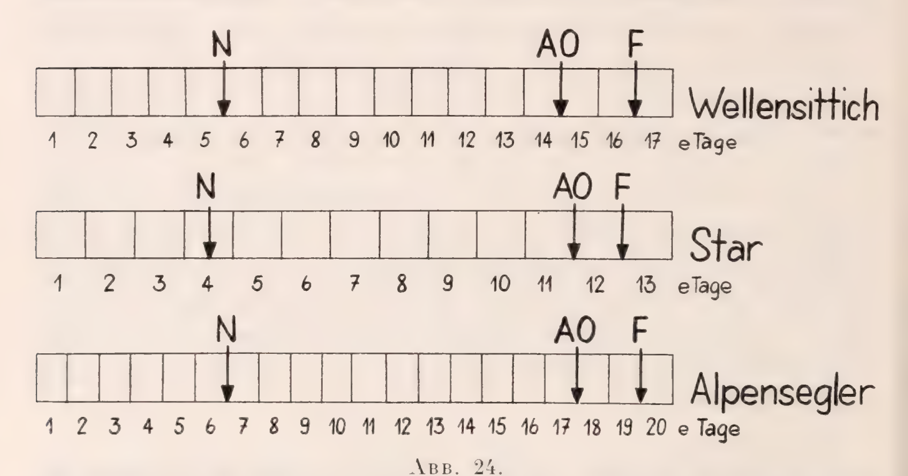


Abb. 24.

Die Entstehung des Nasenverschlusses und der „amniotischen Verschlüsse" in der Embryonalperiode von Wellensittich, Star und Alpensegler.

A = Lidverschluss.
F = Versenkung der Federanlagen.
N = Nasenverschluss.
O = Ohrverschluss.

des Embryonallebens nicht verschlossen wird, steht weit offen. Auf dem Bilde erscheinen die Augenlider geschlossen als Folge der Fixierung. Indessen erkennt man an der klaffenden Lidspalte, dass hier keine Verklebung zustande gekommen ist (Abb. 23 B).

Prüfen wir bei Arten mit verschiedener Brutdauer, wann die „amniotischen Verschlüsse" im Embryonalleben auftreten, so zeigt es sich, dass sie beim Staren, dem Wellensittich und dem Alpensegler übereinstimmend gegen das Ende der Brutzeit gebildet werden (Abb. 24). Auge und Ohr werden ungefähr gleichzeitig verschlossen, während die letzten Federanlagen erst einige Zeit später vollkommen unter der Haut versenkt sind. Es muss hervorgehoben werden, dass in diesem Moment das Füllgewebe im Nasenvorhof schon stark in Reduktion begriffen ist.

Die makroskopischen Beobachtungen lassen vermuten, dass diesen spät entstehenden Verschlussbildungen offenbar ein anderer

Mechanismus zugrunde liegt als bei der Verwachsung der äusseren Nasenöffnungen; denn am Ende der Embryonalperiode sollte die Epidermis in ihrem Differenzierungszustand bereits auf die bald erfolgende Luftexposition vorbereitet sein.

Als Beispiele für die Struktur der „amniotischen Verschlüsse" untersuchen wir die Disposition der versenkten Federanlagen bei der Amsel und den Lidverschluss beim Staren am Schlüpftag.

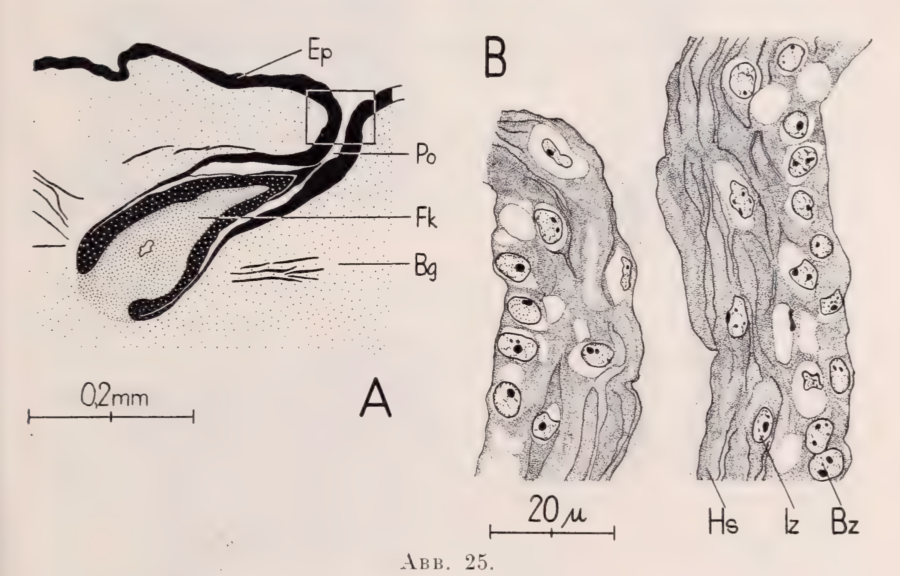


ABB. 25.
Die versenkte Federanlage.
Längsschnitt durch die Rückenhaut einer frischgeschlüpften Amsel (*Turdus merula* L.).
A = Übersicht.
B = Mündung des Porus.

a) *Versenkte Federanlage aus der Rückenhaut:* Amsel Schlüpftag.

Es liegt eine gleiche Disposition vor wie beim Staren: Der noch undifferenzierte Federkeim liegt in einer Epidermistasche geborgen. Von dieser Tasche führt ein feiner Porus nach aussen. Die verhornte Spitze der Federanlage verschliesst diesen Kanal pfropfartig (Abb. 25A).

Die epidermale Wandung des Porus weist hier eine vermehrte Zahl von Zellschichten auf. Ihre histologische Struktur ist gekennzeichnet durch eine aus kubischen Zellen bestehende Basalschicht, deren Kerne vielfach von Hohlräumen umgeben sind. Darüber liegen 2—3 Lagen von Intermediärzellen, während abgeplattete Lamellen der Hornschicht den Abschluss gegen aussen bilden. In den sehr engen Interzellularspalten treten die Interzellularverbindungen kaum hervor.

Zuweilen haften an der Hornschicht noch einzelne Peridermzellen (Abb. 25 B).

b) *Kontaktstelle von Ober- und Unterlid:* Star Schlüpftag.

Die Ränder von Ober- und Unterlid sowie die nach aussen gerichtete Fläche der Nickhautfalte sind merklich verdickt (Abb. 26 A).

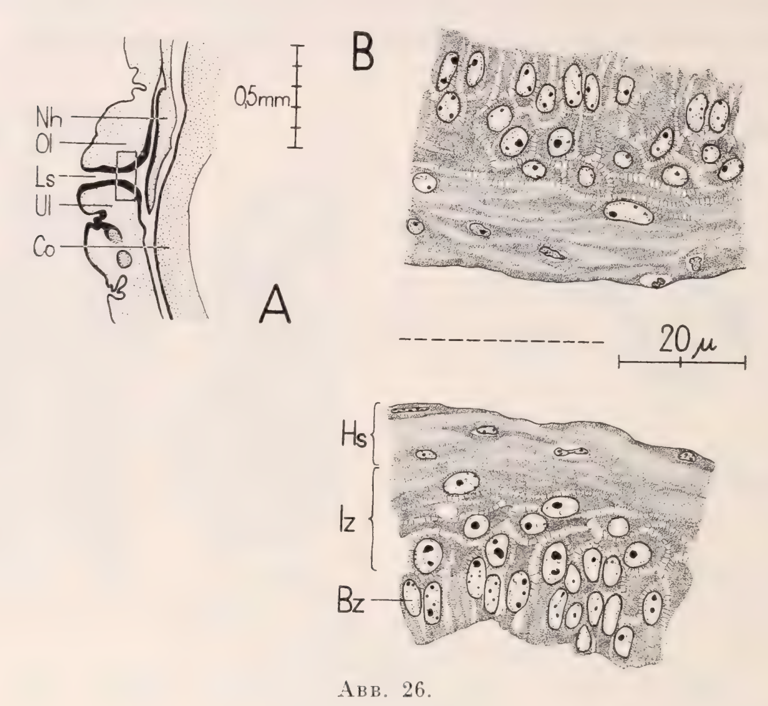


Abb. 26.

Der Lidverschluss.

Sagittalschnitt durch die vordere Augenregion eines frischgeschlüpften Staren.

A = Übersicht.
B = Berührungsstelle zwischen Ober- und Unterlid. (Der grosse Abstand zwischen den Lidern ist durch die Präparation bedingt).

Im histologischen Aufbau der Lidränder erkennt man die chromatinreichen Basalzellen an ihrer länglichen Form. Die oberen Schichten des Stratum profundum zeigen besonders gut ausgeprägte Interzellularbrücken. Gegen aussen ist die Hornschicht mächtig entwickelt, deren einzelne Lamellen nur schwer voneinander zu unterscheiden sind. Manchmal findet man an den Hornschichten, d. h. zwischen den Lidrändern, noch Reste von Peridermzellen. (Der verdickte, nach aussen gerichtete Rand der Nickhaut weist in den Peridermzellen erst jetzt die Granulaphase auf.) Es ist möglich, dass Abbaustoffe der Peridermschicht als „Kittsubstanz" an den Kontaktstellen dienen (Abb. 26 B).

Die „amniotischen Verschlüsse“ persistieren eine Zeitlang in der postembryonalen Phase. In der Regel öffnet sich zuerst der äussere Gehörgang, während die Augenlider meist später erst zu funktionieren beginnen. Die Lösungsvorgänge beruhen hauptsächlich auf dem Funktionsbeginn der diesen Sinnesorganen zugeordneten Muskulatur. Dem Abschilfern von Hornschichten kommt dabei nur geringe Bedeutung zu. Der Verschluss der Federanlagen wird hinfällig, wenn sie aus den Bälgen auswachsen.

Die Merkmale der „amniotischen Verschlüsse“ können folgendermassen umrissen werden:

A. Sie entstehen spät in der Embryonalperiode durch das Entgegenwachsen von Epidermisschichten. Ist der Kontakt hergestellt, so verhalten sich die Zellen passiv, d. h. sie bilden keine Verwachsung.

B. Diejenigen Bezirke der Epidermis, die zur Verschlussbildung bestimmt sind, zeigen an den Kontaktstellen leichte Verdickungen (vermehrte Zellschichten). Die Verschlussbildung kann in ihrer Wirksamkeit gesteigert werden, indem beim Augenverschluss ein grosser Teil des Augapfels von der stark entwickelten Nickhaut zugedeckt ist oder indem bei der versenkten Federanlage ihre verhornte Spitze den nach aussen mündenden Kanal verschliesst.

C. Diese transitorischen Verschlussmechanismen persistieren in der ersten Zeit des postembryonalen Lebens. Ihre Lösung erfordert keine Abbauprozesse. Sie sind ein Kennzeichen eines sekundären Entwicklungsablaufes.

2. *Vergleich der transitorischen Verschlusseinrichtungen bei Vögeln.*

Während der Embryonalentwicklung können bei Vögeln 2 Arten von epidermalen Verschlussbildungen auftreten:

A. Der embryonale Nasenverschluss: Entsteht früh aus den ersten epidermalen Zellgenerationen. Der Verwachsung folgt ein besonderer Abbauprozess. Dieser Verschluss, dessen funktionelle Bedeutung nicht evident ist, kommt bei allen Vögeln vor = Primäre Verschlussbildung.

B. Die „amniotischen Verschlüsse“ (Auge, Ohr, event. Federanlagen): werden spät gebildet, indem fast ausdifferenzierte Epidermisschichten zur Berührung kommen. Diese Einrichtungen haben eine hohe funktionelle Bedeutung (Schutz nicht ausdifferenzierter Organe). Sie sind auf Formen mit ranghohem Entwicklungsmodus beschränkt.

Im Hinblick auf die Situation bei Säugetieren müssen wir die erwähnten Verschlüsse als intermediäre Bildungen bezeichnen. Obwohl morphologisch nur Verklebungen („Pseudoverschlüsse“) vorliegen, so erweisen sich diese trotzdem als funktionell wirksame Verschlüsse.

Dieser Unterschied ermöglicht es, die Leistungen der Epidermis im Verlauf der Histogenese abzuschätzen. Junge, noch undifferenzierte Epidermisschichten können miteinander verwachsen, wenn sie sich gegenseitig berühren. Mit der fortschreitenden Differenzierung (Zellbildung, Verhornung) geht diese Fähigkeit verloren, sodass sich berührende Hautfalten höchstens miteinander verkleben. Daraus geht klar hervor, dass die Natur des Verschlusses abhängig ist vom Zeitpunkt, in welchem er angelegt wird. Somit dürfen wir die in der Embryonalperiode bei Vögeln erscheinenden Verschlussmechanismen als „Indikatoren“ für Potenzen bestimmter Epidermisbezirke ansprechen.

III. EPIDERMALE VERSCHLÜSSE IN DER EMBRYONALPERIODE VON REPTILIEN UND SÄUGETIEREN

Auf die Existenz eines embryonalen Nasenverschlusses bei Reptilien wird in der Literatur bereits hingewiesen (S. 22), jedoch finden sich nirgends Angaben über den histologischen Aspekt dieser Erscheinungen.

Bei Säugetieren gibt es an verschiedenen Stellen des Körpers epidermale Verschlüsse (Verwachsungen), und zwar immer dort, wo frühzeitig Epidermisschichten miteinander in Berührung kommen; so beim embryonalen Verschluss der äusseren Nasenöffnungen, der Augenlider und der äusseren Teile des Ohres, um nur die bekanntesten Erscheinungen zu nennen. Während ihre

makroskopisch sichtbaren Merkmale in den meisten Fällen bekannt sind, fehlen viele Einzelheiten über die histologische Situation. Vor allem vermissen wir eine Darstellung derselben von einem einheitlichen Standpunkt aus, sodass sich eine Überprüfung dieser Erscheinungen aufdrängt.

Wir gehen von den Tatsachen aus, welche die Untersuchung des embryonalen Nasenverschlusses bei Vögeln ergeben hat. Ob das Verschlussgewebe in den zu prüfenden Fällen eine Sonderentwicklung durchläuft, lässt sich erst dann entscheiden, wenn wir über die Histogenese der arttypischen Epidermis Bescheid wissen. Besonderen Wert legen wir auf den Vergleich der Füllgewebeentwicklung mit den Erscheinungen der Verhornung in der Epidermis.

Im Folgenden haben wir den embryonalen Nasenverschluss für die Reptilien- und Säugerstufe zu untersuchen. Von den für alle Säugerembryonen charakteristischen Verschlüssen greifen wir noch den Lidverschluss als Beispiel eines „amniotischen Verschlusses" heraus.

A. Der embryonale Nasenverschluss bei der Ringelnatter (*Natrix natrix* L.).

Wir wählen diese Art als Norm für die Reptilienstufe, weil wir durch Zufall in den Besitz einer fast lückenlosen Embryonalserie gelangt sind. Das Integument der *Squamata* zeigt zudem alle reptilientypischen Merkmale, sodass generelle Gesetzmässigkeiten auch hier zum Ausdruck kommen müssen.

1. *Die Morphogenese der äusseren Nasenöffnungen.*

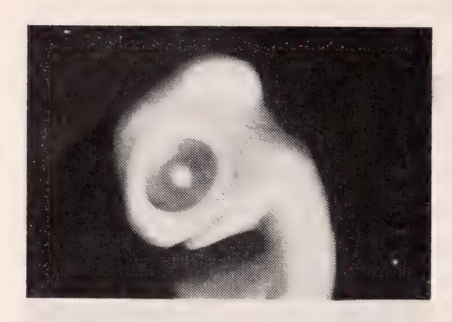
Die Frühentwicklung des Riechorganes bei der Ringelnatter wurde bereits dargestellt (Born 1883). An entsprechend jungen Stadien konnten wir uns davon überzeugen, dass das Vestibulum, das bei den Reptilien erstmals auftritt, bei der Verwachsung der Nasenfortsätze mit dem Oberkieferfortsatz entsteht. Gleichzeitig vollzieht sich die Verschmelzung der epidermalen Bedeckungen, sodass der Verschluss der äusseren Nasenöffnungen mit ihrer Abtrennung vollendet ist.

Im Verlauf der weiteren Entwicklung bilden die Nasenöffnungen zunächst kleine, oberhalb der Schnauzenspitze gelegene Vertiefungen (Abb. 27 A). Später nehmen die Ränder mehr oder weniger runde Form an, und in der Mitte der ursprünglichen Vertiefung erhebt sich ein kleiner Höcker, das hervorquellende Füllgewebe (Abb. 27 B). Die Pfropfbildung wird sehr auffällig, wenn die Kopfschilder um die äusseren

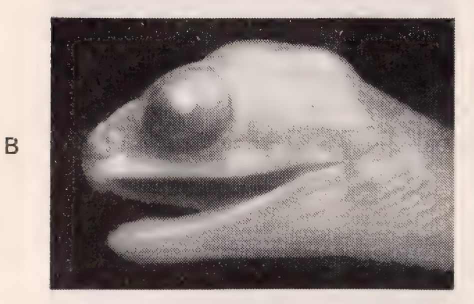
Nasenöffnungen herum pigmenthaltig sind. Dann hebt sich der helle Epithelpfropf deutlich von der dunkeln Umgebung ab (Abb. 27 C). Gegen das Ende der Brutzeit löst sich vom Körper das Periderm als feine, durchsichtige oft irisierende Haut ab. In diesem Zeitpunkt zieht sich der Füllgewebepfropf ein wenig zusammen; er füllt die äusseren Nasenöffnungen nicht mehr ganz aus. Am Schlüpftag sind diese in ihrer definitiven Form zu erkennen, da das Füllgewebe bis auf wenige Resten geschwunden ist (Abb. 27 D).

Die makroskopischen Erscheinungen des embryonalen Nasenverschlusses bei der Ringelnatter lassen erkennen, dass es sich dabei um einen auf den Schlüpfmoment ausgerichteten Entwicklungsprozess handelt. Die äusserlich sichtbaren Umwandlungen des Füllgewebes sind relativ gering. Veränderungen desselben fallen erst gegen das Ende der Brut-

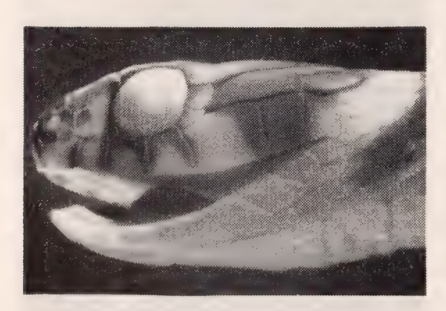
A



B



C



D

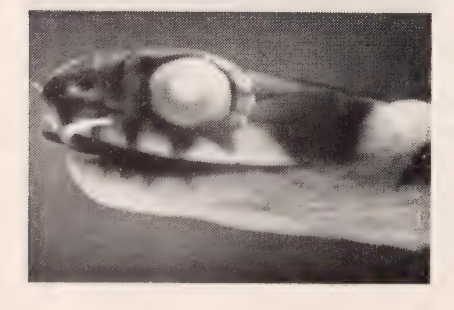


Abb. 27.

Äusserlich sichtbare Merkmale des embryonalen Nasenverschlusses bei der Ringelnatter.

A = frühes Stadium, Körper stark eingerollt (4½ Windungen), Nasenöffnungen als kleine Vertiefungen (Ca. 4 : 1).
B = Embryo 10,5 cm lang, Nasenöffnungen mit deutlichem Füllgewebepfropf (Ca. 4 : 1).
C = Embryo 17,9 cm lang, der helle Nasenpfropf hebt sich deutlich von der pigmentierten Umgebung ab (Ca. 4 : 1).
D = Ringelnatter frisch geschlüpft, 19,2 cm lang, in den Nasenöffnungen noch Füllgewebereste (Ca. 4 : 1).

zeit in der Art eines Reduktionsvorganges auf. Die Ähnlichkeit mit den bei Vögeln beobachteten Erscheinungen ist unverkennbar.

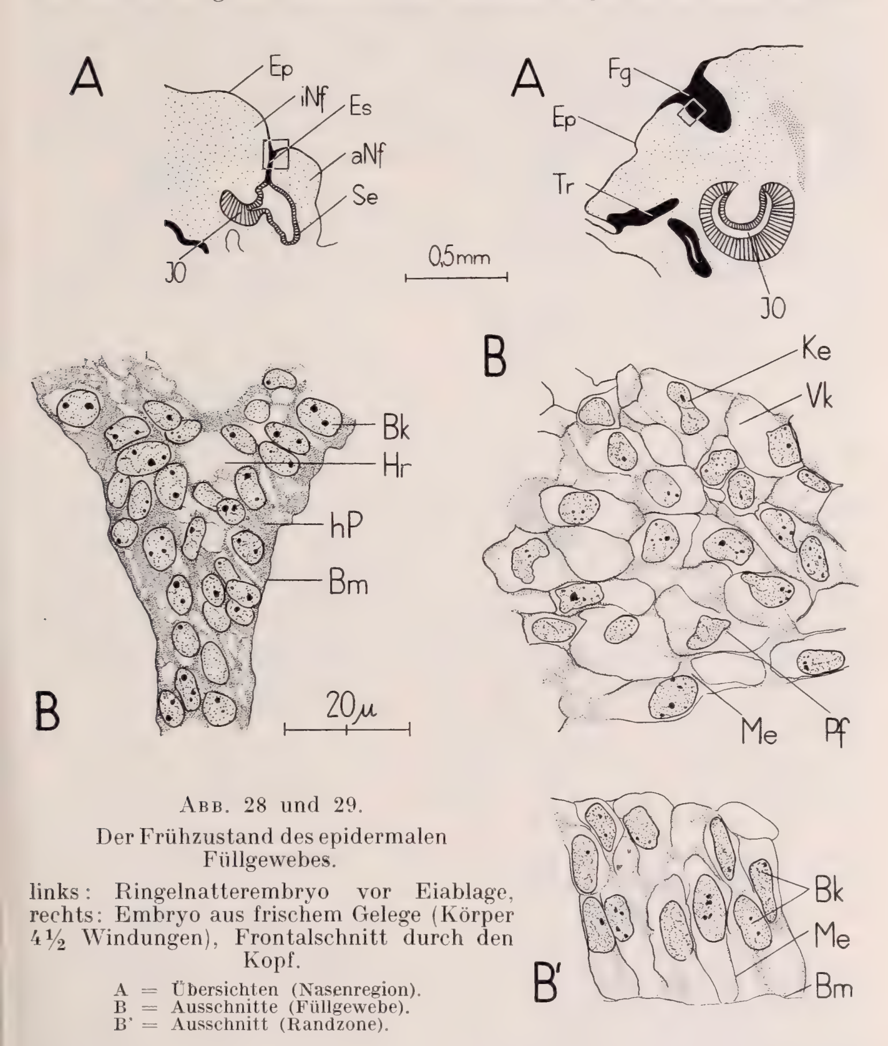


ABB. 28 und 29.
Der Frühzustand des epidermalen Füllgewebes.
links: Ringelnatterembryo vor Eiablage, rechts: Embryo aus frischem Gelege (Körper 4½ Windungen), Frontalschnitt durch den Kopf.
A = Übersichten (Nasenregion).
B = Ausschnitte (Füllgewebe).
B' = Ausschnitt (Randzone).

2. *Die Histogenese des Füllgewebes.*

Obwohl der Nasenverschluss bei der Ringelnatter, entsprechend der ausgedehnten Brutzeit, lange andauert, genügen fünf Stadien, um die typischen Merkmale der Histogenese aufzuzeigen.

Bei einem Embryo, der einem nicht abgelegten Ei entnommen wurde, ist der Oberkieferfortsatz noch nicht mit den Nasenfortsätzen

verwachsen. Trotzdem besteht zwischen den letzteren bereits die epidermale Verwachsungsnaht (Abb. 28 A).

Die verschmolzenen Epidermisschichten sind noch undifferenziert. Das homogene Protoplasma wird von zahlreichen Hohlräumen durchsetzt. Die grossen, uniformen Kerne zeigen ein deutliches Chromatinnetz. Sie unterscheiden sich nicht von denjenigen der freien Epidermisschichten. Ausser einer Basalmembran, welche die Verwachsungsnaht gegen das Bindegewebe abgrenzt, findet man keine Differenzierungsprodukte (Abb. 28 B).

Nach der Bildung der äusseren Nasenöffnung erweitert sich der kurze Vorhof beträchtlich, wobei das Füllgewebe aber stets auf diesen beschränkt bleibt (Abb. 29 A). Dieses besteht aus klar gegeneinander abgegrenzten Zellen von ganz unregelmässiger Form. Die Zellen erscheinen wie leer, denn ausser den Kernen enthalten sie nur feine Protoplasmafasern, die übrigens von angeschnittenen Zellwänden nur schwer zu unterscheiden sind (Abb. 29 B). Auffällige Zylinderzellen mit distal liegenden Kernen bilden die Basalschicht und grenzen so das epidermale Füllgewebe vom Bindegewebe ab (Abb. 29 B′).

Später nehmen der Vorhof und die Nasenhöhle ihre definitive Form an. Bei der Erweiterung des Vorhofes wird der gesamte Füllgewebekomplex gedehnt (Abb. 30 A). Die Wände der Füllgewebezellen erscheinen verdickt, während ihre Konturen kaum irgendwelche Veränderungen zeigen. Da die Zellwände einander sehr eng anliegen, erkennt man keine Interzellularspalten und -brücken. Die Kerne sind im Vergleich zu solchen früherer Stadien geschrumpft, haben aber ihre Binnenstruktur nicht verändert. Ihre bevorzugte Lage an den Wandungen oder in den Ecken von Zellen führt vielfach zur Bildung von sog. „Kernnestern" und zwar dann, wenn Kerne von zusammenstossenden Zellen in den benachbarten Ecken gelegen sind. Diese Kernansammlungen erwecken den Eindruck von vielkernigen Zellen, was aber nie zutrifft, da zwischen den einzelnen Kernen stets Zellwände nachgewiesen werden können (Abb. 30 B). Die basalen Zylinderzellen haben ihre regelmässige Anordnung beibehalten. Diese Zellen heben sich als heller Saum deutlich vom Füll- und Bindegewebe ab (Abb. 30 B′).

Gegen das Ende der Brutzeit ist die Sonderung in degenerierendes Füllgewebe und definitives Vorhofsepithel bereits vollzogen. Wir beachten die Verbindung zwischen dem geschrumpften Füllgewebekomplex und dem sich von der Körperoberfläche ablösenden Periderm (Abb. 31 A). Die einzelnen Zellen zeigen teils geschrumpfte, teils blasige Konturen, und die Kerne sind gegenüber früheren Stadien kleiner geworden. Während die meisten Kerne eine grobkörnige Binnenstruktur und nur noch eine geringe Färbbarkeit besitzen, findet man vor allem in der Randzone des Füllgewebes Zerfallsformen, die aus einzelnen kleinen Tröpfchen bestehen (Abb. 31 B). Die Zylinderzellen der Basalschicht und ihre Abkömmlinge weisen einen kompakteren Inhalt auf; sie bilden die Anlage des Vorhofsepithels, an welchem eine

Basalschicht und Intermediärschichten unterschieden werden können (Abb. 31 B').

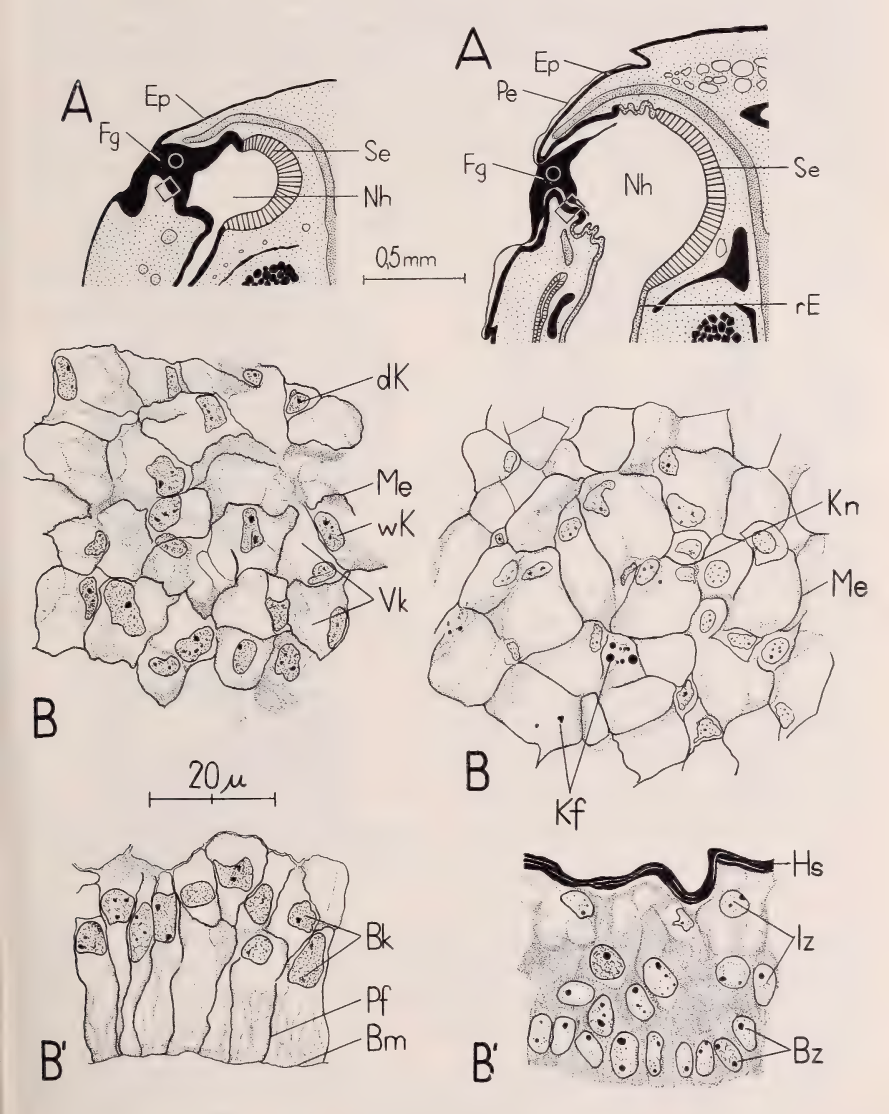


Abb. 30 und 31.

Die Anzeichen des Abbaus im Füllgewebe.
Links: Ringelnatterembryo 8,2 cm lang, rechts Embryo 18,5 cm lang. Frontalschnitt durch den Kopf.

A = Übersichten.
B = Ausschnitte aus dem Füllgewebe.
B' = Ausschnitte aus dem Vorhofsepithel.

Im Moment des Schlüpfens findet man im Vorhof an Stelle des zellulären Füllgewebes eine Ansammlung von Gerinnseln, die im grossen und ganzen als strukturlos und schleimartig erscheint (Abb. 32 A). Leider fehlt in unserem Material gerade das wichtige Übergangsstadium zwischen totaler Kernpyknose und beginnender Verschleimung (?), sodass wir diese letzte Etappe nicht eindeutig belegen können.

Bei der genauen Untersuchung dieser schleimartigen Masse erkennt man stellenweise Umrisse, die deutlich an frühere Zellkonturen erinnern.

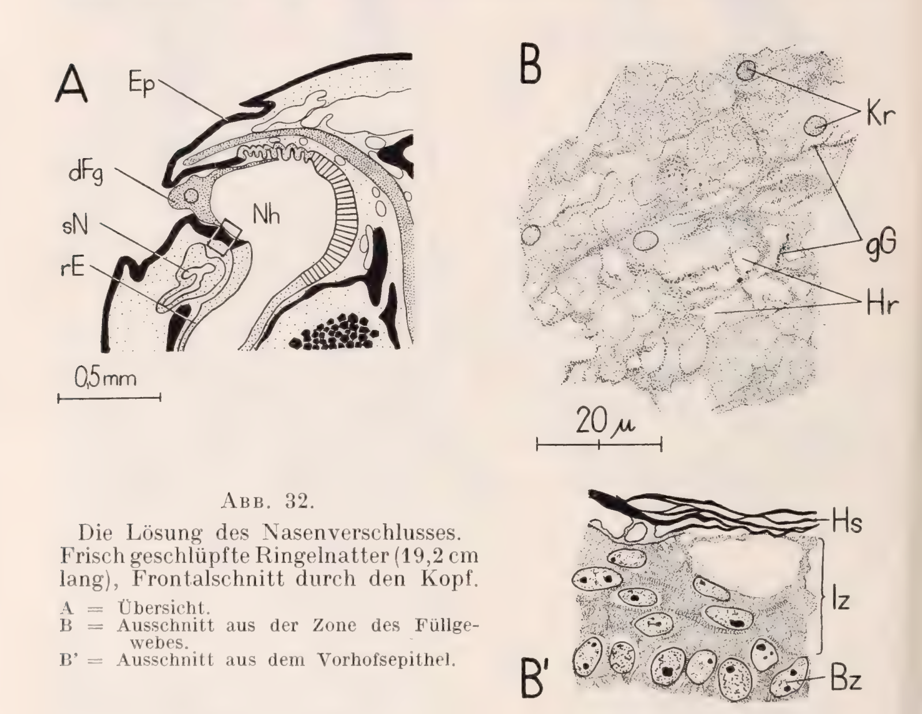


Abb. 32.

Die Lösung des Nasenverschlusses. Frisch geschlüpfte Ringelnatter (19,2 cm lang), Frontalschnitt durch den Kopf.

A = Übersicht.
B = Ausschnitt aus der Zone des Füllgewebes.
B' = Ausschnitt aus dem Vorhofsepithel.

Diese kommen offenbar dadurch zustande, dass sich an den betreffenden Stellen grössere Gerinnsel ansammeln, welche den Verlauf der ursprünglichen Zellkonturen andeuten. Ausserdem findet man Kernreste, die als homogene, schwach färbbare Tropfen in der schleimartigen Substanz verteilt sind (Abb. 32 B).

Das Vorhofsepithel stellt eine definitive Epidermisstruktur dar. Die obersten Lagen dieses geschichteten Plattenepithels sind deutlich verhornt und lösen sich teilweise als Lamellen ab (Abb. 32 B').

Wir betrachten die Schleimpfröpfe als letzte Abbaustufen des Füllgewebes, wobei die folgenden Beobachtungen für uns massgebend sind: Einmal findet sich diese Substanz nur dort, wo in früheren Stadien Füllgewebestrukturen vorkommen. Überdies zeigt der Schleimpfropf

bis auf Einzelheiten die gleichen Konturen wie das Füllgewebe vor der Reduktion. Diese Übereinstimmung ist sicher nicht zufällig, sondern deutet darauf hin, dass der Schleimpfropf eine autochthone Bildung darstellt. Ferner erkennt man in der Gerinnselmasse Strukturen, die mit solchen von Füllgewebezellen übereinstimmen. Die Anwesenheit von Kernresten weist ebenfalls darauf hin, dass vorher das Füllgewebe diese Stelle eingenommen hat. Wenn es sich bei dieser schleimartigen Masse um ein Sekretionsprodukt des respiratorischen Epithels der Haupthöhle handelte, so müssten sich auch in dieser die gleichen Schleimballen nachweisen lassen. Gerade diese, unseres Erachtens wichtige Erscheinung kann nicht beobachtet werden.

Somit glauben wir, auch im Falle der Ringelnatter eine vollkommene Reduktion des Füllgewebes (bis zur Auflösung der Zellen führend) annehmen zu dürfen.

Wir fassen die wichtigsten Erscheinungen in der Entwicklung des Füllgewebes zusammen: Das Füllgewebe stellt primär ein Symplasma dar, in welchem als erste Differenzierungsprodukte des Protoplasmas Zellwände entstehen. Die blasigen Zellen bilden im Innern ein Minimum an Strukturen, und ihre Konturen bleiben weitgehend erhalten. Einzig die Kerne machen auffällige Veränderungen durch, sie werden kleiner (Schrumpfung) und verlieren gegen das Ende der Embryonalperiode ihre Färbbarkeit sowie ihre typische Struktur. Ob der Zerfall von Kernen in einzelne Tröpfchen eine generelle Erscheinung darstellt oder nur sporadisch auftritt, lässt sich aus unserm Material nicht mit Sicherheit entscheiden. Der endgültige Abbau des Füllgewebes dürfte in einer Verschleimung der Zellen bestehen. Eindeutig lässt sich zeigen, dass das Füllgewebe mit dem Periderm in direkter Verbindung steht.

Die Auskleidung des Vestibulums (Zylinderzellen) zeigt in der ersten Phase der Embryonalentwicklung eine grosse Ähnlichkeit mit dem Füllgewebe. Später aber verliert diese Schicht der basalen Zylinderzellen ihre früheren Merkmale und gleicht sich in ihrer Struktur zusehends der äusseren Epidermis (Schuppenoberfläche) an.

3. *Charakteristik des embryonalen Nasenverschlusses für die Reptilienstufe.*

Wir glauben die reptilientypischen Merkmale folgendermassen umreissen zu dürfen, wobei wir es offen lassen, dass weitere Untersuchungen, die den Kreis der *Squamata* überschreiten, Modifikationen dieses Schemas ergeben könnten:

A. Die Dauer des Nasenverschlusses geht parallel mit der Länge der Embryonalperiode. Der Verschluss der äusseren Nasenöffnungen vollzieht sich während der Verwachsung der Gesichtsfortsätze. Die Reduktion des Füllgewebes ist am Schlüpftag beendet, sodass auch hier der Abbauprozess auf diesen Zeitpunkt hin ausgerichtet erscheint.

B. Die Histogenese des Füllgewebes erweist sich als äusserst arm an Differenzierungsschritten. Im primären Symplasma treten einzig Zellwände auf, wobei das ursprünglich homogene Protoplasma verschwindet. Die Reduktion des Füllgewebes erkennt man an den pyknotischen Kernen, und schliesslich scheint das Füllgewebe zu verschleimen.

C. Das Füllgewebe muss unbedingt den Peridermstrukturen gleichgesetzt werden. Seine Histogenese entspricht derjenigen einer primären (funktionslosen) Integumentstruktur und weicht signifikant ab von der Entwicklung definitiver Epidermisstrukturen mit Verhornung, wie sie das Vorhofsepithel oder die Schuppenoberseite zeigen.

D. Wie bei den Vögeln, so muss auch hier der embryonale Nasenverschluss als eine Folge des für die *Amniota* typischen Bildungsmodus des Vestibulums, resp. des Riechorgans, aufgefasst werden.

B. Embryonale Verschlussbildungen beim Hausschwein (*Sus scrofa domesticus* L.).

1. *Der embryonale Nasenverschluss.*

a) *Äussere Kennzeichen.*

Wie der Verschluss der äusseren Nasenöffnungen beim Schwein entsteht wurde nicht geprüft, da ganz junge Embryonalstadien nicht erhältlich waren. Es ist aber kaum zu erwarten, dass gegenüber dem am Hausrind festgestellten Verschlussmodus (Wachnitz 1939) prinzipielle Unterschiede vorkommen.

Dass die Epidermisschichten im Gebiete der spätern Nasenöffnungen sehr früh miteinander verschmelzen, leiten wir aus dem Zustand eines Embryos von 2,4 cm Scheitel-Steisslänge ab, bei welchem der Verschluss der Narinen bereits vollzogen ist.

Besonders auffällig erscheint die Verwachsung in den medialen Furchen der äusseren Nasenöffnungen, wo das Füllgewebe kleine Wülste bildet. Dieser Zustand bleibt während geraumer Zeit erhalten, da die formativen Änderungen im Gebiet der Schnauze gering sind. Das epidermale Füllgewebe bleibt stets auf die äusseren Nasenöffnungen beschränkt. (Abb. 33 A).

Auffällige Veränderungen erkennt man in den leicht erweiterten Nasenöffnungen eines Embryos von 15,5 cm Sch.-St.-L. Das Füllgewebe bildet noch immer einen durchgehenden Verschluss, ist aber in der Randzone mehr oder weniger durchsichtig geworden (Abb. 33 B).

Die letzten Spuren des epidermalen Verschlusses zeigt ein Embryo von 19 cm Sch.-St.-L. Die Reduktion des Füllgewebes ist beinahe beendet. Die geräumigen Nasenöffnungen und der vordere Abschnitt der Nasenhöhle sind durchgehend offen. Aussen liegt noch ein feines Häutchen, das mit dem von der Schnauze sich ablösenden Periderm zusammenhängt (Abb. 33 C).

Ältere Embryonen von mehr als 20 cm Sch.-St.-L. haben offene Narinen, d. h. der Nasenverschluss ist in diesem Stadium vollkommen hinfällig geworden.

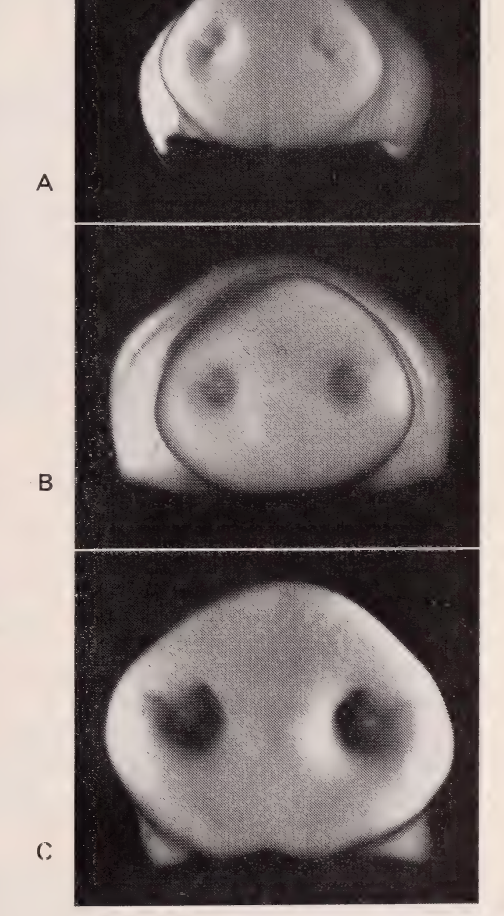


ABB. 33.

Äusserlich sichtbare Merkmale des embryonalen Nasenverschlusses beim Hausschwein.

A = Embryo von 10,3 cm Sch.–St.–L., Rüsselscheibe, Verwachsungsnaht ausgeprägt in den medialen Furchen der verschlossenen Nasenöffnungen (3,7: 1).
B = Embryo von 15,5 cm Sch.–St.–L., Rüsselscheibe, das Füllgewebe in den erweiterten Nasenöffnungen zeigt im Zentrum eine opake und am Rande eine mehr durchsichtige Zone (2,2: 1).
C = Embryo von 19 cm Sch.–St.–L., Rüsselscheibe, in den Narinen befinden sich noch einige Peridermstücke (2,2: 1).

b) *Die histologischen Erscheinungen des Lösungsvorganges.*

In der Darstellung der histologischen Einzelheiten beschränken wir uns auf die Peridermschicht, deren Verhalten in einzelnen Stadien gezeigt wird.

Aus Abb. 34 A erkennen wir, dass die Verwachsung der Epidermisschichten nur im Gebiet der äusseren Nasenöffnungen stattgefunden hat. Die Wände der vordern Nasenhöhle besitzen eine epidermale Auskleidung, deren Dicke nach innen abnimmt.

Auf dieser frühen Entwicklungsstufe beachten wir den relativ gleichartigen Aufbau des Füllgewebes. In der peripheren Zone findet

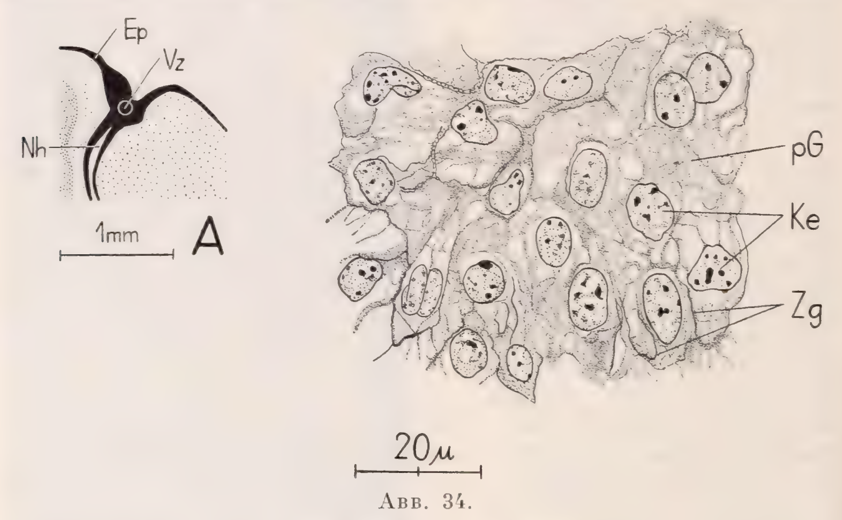


ABB. 34.

Der Frühzustand des Füllgewebes.
Schweine-Embryo von 2,4 cm Sch.-St.-L., Frontalschnitt durch den Kopf.
A = Übersicht.
B = Ausschnitt (Füllgewebe).

man bereits deutliche Zellen, zwischen denen brückenhaltige Interzellularräume zu erkennen sind.

Die protoplasmatische Grundsubstanz bildet ein stark verflochtenes Netz aus feinsten Fasern, in welchen sich die Grenzen der blasigen Zellen zu differenzieren beginnen. Die grossen Kerne besitzen ein reiches Chromatingerüst, sodass die Nukleolen kaum hervortreten (Abb. 34 B).

Die Verwachsungszone bleibt in ihrer ursprünglichen Ausdehnung erhalten. Das Füllgewebe hat schon früher seine gleichartige Struktur verloren, die einzelnen Komponenten sind jetzt aber sehr auffällig (Abb. 35 A).

In den Peridermschichten, deren Abgrenzung gegenüber der definitiven Epidermis noch nicht zu erkennen ist, kann man an der freien Körperoberfläche zwei klar verschiedene Zonen unterscheiden:

1. *Periphere Schichten des Periderms:*

In der Verwachsungszone haben die äussersten Zellen polyedrische Gestalt, während die an der Körperoberfläche gelegenen meist sehr stark abgeflacht sind (Abb. 35 B). Als besondere Merkmale besitzen

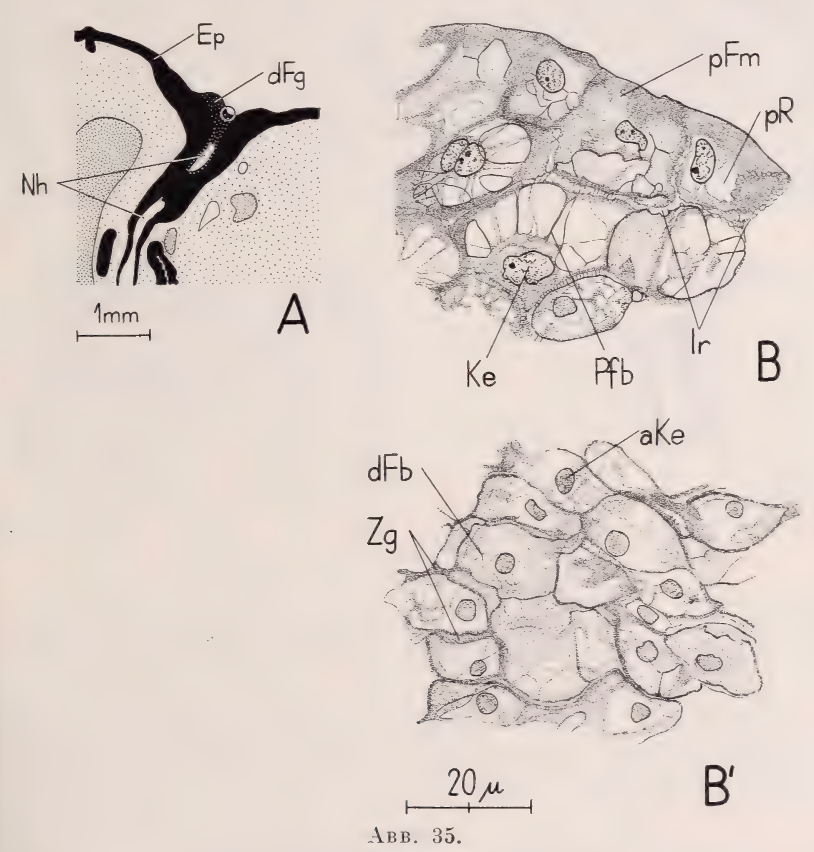


ABB. 35.

Die peridermale Struktur des Füllgewebes.
Schweine-Embryo von 10,3 cm Sch.-St.-L., Frontalschnitt durch die Schnauze.
A = Übersicht.
B = Ausschnitt aus der peripheren Zone des Füllgewebes.
B' = Ausschnitt aus den tieferen Schichten des Füllgewebes.

sie einen peripheren Mantel, bestehend aus feinsten, stark verflochtenen Fibrillen, und einen perinucleären Raum, der von einer strukturlosen, färberisch nicht darstellbaren Substanz erfüllt ist. Darin liegt ein normaler Kern, von welchem radiär gerichtete Fibrillen an die Zellperipherie ausgehen. Zwischen den Zellen befinden sich breite Interzellularräume, die von Interzellularbrücken durchsetzt werden. In der peripheren Zone findet man oft zweikernige Zellen.

2. *Degenerierende Zellen des Periderms:*

Solche erkennt man unter den peripheren Schichten an der freien Körperoberfläche, in der Verwachsungszone des Füllgewebes sowie in den äussersten Schichten des Epithels, welches den vordern Abschnitt der Nasenhöhle auskleidet (Abb. 35 B'). An den Zellen fallen zunächst die runden achromatischen Kerne mit beinahe homogener Binnenstruktur auf. Die intrazellulären Fibrillensysteme, wie sie für die Zellen der definitiven Epidermis typisch sind, erscheinen reduziert. Zwischen den Zellen findet man selten gut ausgeprägte Interzellularräume und -brücken. In diesen Merkmalen unterscheidet sich die degenerierende Zone deutlich von den peripheren Schichten des Periderms und von den tiefer liegenden Zellen der definitiven Epidermis.

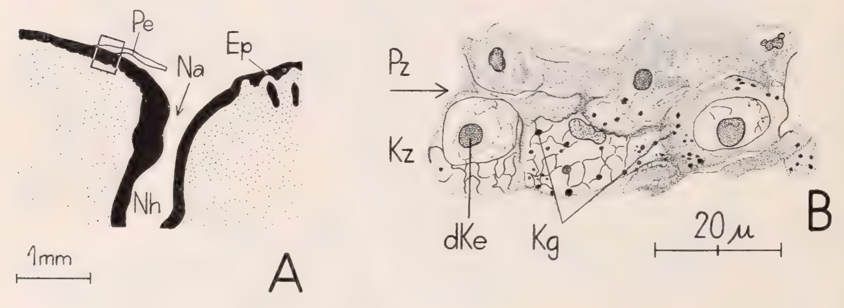


ABB. 36.

Die Lösung des Nasenverschlusses.
Schweine-Embryo von 19 cm Sch.-St.-L., Frontalschnitt durch die Schnauze.
A = Übersicht.
B = Ausschnitt aus der Keratohyalinschicht, welche Periderm und definitive Epidermis voneinander trennt.

Diesen letzten Anteil des Integuments lassen wir absichtlich in der Darstellung weg, da entsprechende Zellformen eingehend beschrieben wurden. Wir begnügen uns mit dem Hinweis, dass die Intermediärzellen der definitiven Epidermis aus Blasenzellen, deren Grösse in der Schichtenfolge von unten nach oben zunimmt, bestehen. Intra- und interzellulär verlaufen viele Längsfibrillen. Die Basalschicht setzt sich aus dichtgedrängten Kernen und einem Gewirr von feinsten Fibrillen zusammen.

Nach der Lösung des Verschlusses sind die Nasenöffnungen und der vordere Abschnitt der Nasenhöhle frei von Füllgewebe. Ihre Auskleidung besteht aus definitiver Epidermis, der noch ein schmaler Saum von zerfallenden Peridermzellen aufliegt. An der Rüsselscheibe erkennt man einen Peridermrest, welcher an der eigentlichen Epidermis haftet (Abb. 36 A).

Die Epidermis ist in ihrem Differenzierungszustand weiter fortgeschritten; sie setzt sich hauptsächlich aus Intermediärzellen zusammen. Auffällig gibt sich die Grenze zwischen dem hinfälligen Periderm und dem definitiven Integument in einer granulahaltigen Schicht zu erkennen.

Einen Ausschnitt aus der Keratohyalingranula führenden Zone, die ohne Zweifel die erste Anlage des Stratum granulosum darstellt, gibt die Abb. 36 B.

In den Zellen erkennt man eine Randzone mit körniger Grundsubstanz, in welcher stark verzweigte Fibrillen verlaufen. In dieser Masse verteilt finden sich zahlreiche, eckige Keratohyalinkörnchen. Sie fehlen in der hellen perinukleären Zone, wo auch nur selten Fibrillen zu sehen sind. Die Zellkerne werden pyknotisch, indem sie sich abrunden und die Binnenstruktur fast ganz verlieren, sie lassen sich aber noch mit Kernfarbstoffen darstellen („Tropfenstadium").

Die Keratohyalinzellen sind nicht auf die Epidermis des Naseneinganges beschränkt, sondern finden sich überall in der Körperepidermis (Schnauzenregion), und zwar immer unmittelbar unter den degenerierenden, geschrumpften Peridermzellen.

Ein gleiches Verhalten beobachtet man auch an den Epidermisschichten der Anlagen von Sinnes- und Deckhaaren an der Schnauze. So enthalten die Haarkanäle geschrumpfte Peridermzellen ohne Keratohyalingranula, während die innere Wurzelscheide aus stark abgeplatteten, keratohyalinführenden Zellen besteht.

Apolant (1901) erwähnt das massenhafte Auftreten von Keratohyalinzellen bei der Bildung des Eponychiums an der Schweinsklaue. Diese Erscheinung muss offenbar mit der Entstehung einer besonderen Integumentstruktur (vermehrte Zahl von Zellschichten) in Zusammenhang gebracht werden. Wir sehen daraus, dass wir bei Säugetieren mit Verschiedenheiten in den Peridermstrukturen rechnen müssen.

Die epidermale Verwachsung der Nasenöffnungen beim Schwein muss auf Grund ihrer histologischen Erscheinungen unbedingt dem Peridermtypus zugeordnet werden. Unsere Beobachtungen stimmen weitgehend überein mit den Angaben von Wachnitz (1939); er erwähnt zwar das Periderm in keiner Weise, obwohl aus seinen Abbildungen hervorgeht, dass auch im Falle des Hausrindes der Nasenverschluss peridermalen Charakter hat.

Überdies konnten wir an Embryonen der Wanderratte (*Epimys norvegicus* Erxl.) feststellen, dass der Nasenverschluss durch einen von der typischen Verhornung verschiedenen Reduktionsvorgang aufgehoben wird.

c) *Die Merkmale des embryonalen Nasenverschlusses für die Säugerstufe.*

Ausgehend von diesen Tatsachen, die allerdings nur sehr wenige Formen berücksichtigen, dürfen wir für den embryonalen Nasenverschluss der Säugetiere die folgende Norm aufstellen:

A. Der embryonale Nasenverschluss erfolgt bei Säugetieren früh, unmittelbar an die Entstehung der äusseren Nasenöffnungen anschliessend. Es verwachsen nur die vordersten Teile der Nasenhöhlen. Das Füllgewebe kann im Laufe der Embryonalperiode unter Umständen auffällige Wucherungen in der Gestalt von hervorquellenden Epithelpfröpfen bilden oder aber kaum in Erscheinung treten.

B. Der Initialzustand des Füllgewebes stellt sehr wahrscheinlich ein Symplasma dar. Die Differenzierung von Zellen erfolgt allmählich aus der protoplasmatischen Grundsubstanz. Die Verwachsungsstelle besteht aus Peridermzellen, deren Sonderstellung im Laufe der Reduktion evident wird. Die Lösung des Verschlusses fällt mit der Ablösung des Periderms zusammen. Daher bezeichnen wir diese Art des Verschlusses als peridermal.

C. Weniger eng scheint bei Formen mit langer Tragzeit die Bindung des Reduktionsvorganges an den Geburtsmoment zu sein, da der Nasenverschluss unter Umständen schon geraume Zeit vorher abgebaut wird.

2. *Der Lidverschluss.*

a) *Makroskopische und histologische Beobachtungen.*

Bekanntlich bleibt beim Schwein der Lidverschluss auf die intrauterine Phase beschränkt. Nach Hess (1921) ist die Verwachsung der Lidränder bei Embryonen von 6 cm Sch.-St.-L. schon vollzogen. In der zunächst verdickten Lidnaht zeichnet sich eine Furche ab, welche der späteren Trennungslinie entspricht. Die Lösung der Lider ist ca. zwei Wochen vor der Geburt beendet, wenn die Embryonen eine Sch.-St.-L. von 25 cm erreicht haben. Der Lösungsvorgang soll auf einem die Lidnaht durchsetzenden Verhornungsprozess beruhen.

In dieser Arbeit wird die Peridermschicht nur beiläufig erwähnt, sodass über den Anteil dieser Schicht am Verschluss keine Klarheit besteht. Wenn wir nun die Lidnaht im Zeitpunkt der Peridermablösung untersuchen, so muss es sich zeigen, wie weit das Periderm an diesem Verschluss beteiligt ist.

In Abb. 37 A erkennt man die Lidnaht eines Embryos von 19 cm Sch.-St.-L. In der Verwachsungszone finden wir blasige Intermediärzellen, wie sie für die definitive Epidermis typisch sind. Es sind noch keine Anzeichen der Degeneration oder der Verhornung zu beobachten

(Abb. 37 B). Von der nach aussen gerichteten Fläche der Lidnaht löst sich eine Schicht langgestreckter Zellen mit noch weitgehend normalen Kernen ab. Darunter erkennt man geschrumpfte Zellen mit achromatischen Kernen und stellenweise voneinander gelösten Membranen. Diese beiden Schichten bilden den Peridermteil der Lidnaht (Vgl. Abb. 35). Die definitive Epidermis wird begrenzt von ca. zwei Lagen stark abgeplatteter Zellen, die auf Grund ihrer Farbreaktion als keratohyalinhaltig bezeichnet werden müssen (Abb. 37 B'). An Stellen, wo das Periderm fehlt, bilden sie die oberflächlichen Schichten der Epidermis. Mit dem Auftreten eines Stratum granulosum wird auch die beginnende Verhornung angezeigt.

b) *Die Merkmale des Lid-, resp. des Ohrverschlusses bei Säugetieren.*

Für die Säugerstufe ist das Vorkommen von Lid- und Ohrverschluss obligatorisch, wobei diese Verwachsungen auf die intrauterine Phase beschränkt (sek. Nestflüchter) oder in der ersten Zeit des postembryonalen Lebens als sog. „amniotische Verschlüsse" erhalten bleiben (Nesthocker).

Die Erscheinungen des Lidverschlusses zeigen bei allen Säugetieren entsprechende Merkmale (S. 22). Es

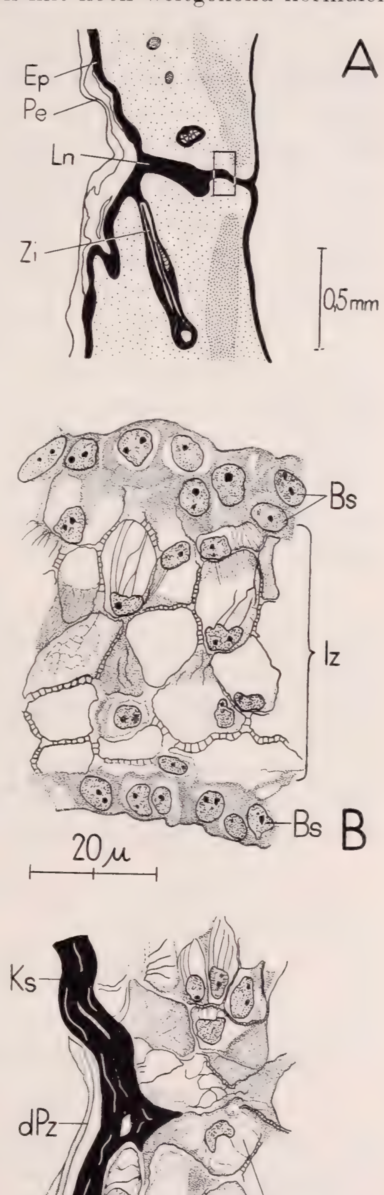


ABB. 37.

Der Lidverschluss vor der Lösung. Schweine-Embryo von 19 cm Sch.-St.-L., Sagittalschnitt durch die vordere Augenregion.

A = Übersicht.
B = Ausschnitt aus dem hintern Teil der Lidnaht.
B' = Ausschnitt von der Oberfläche der Lidnaht.

ist daher anzunehmen, dass dem Verschluss der Augenlider bei den verschiedenen Formen ein gleichartiger Mechanismus zugrundeliegt.

Roland (1934) weist darauf hin, dass bei der weissen Maus (*Mus musculus albinus* L.) sowohl der Lid- als auch der Ohrverschluss histologisch die gleichen Erscheinungen erkennen lassen. Es muss aber hervorgehoben werden, dass beim Verschluss des Aussenohrs verschiedene Modalitäten vorkommen (Urbantschitsch 1878).

Im Prinzip verwachsen überall die Wände des äusseren Gehörganges miteinander, wobei eine solide Epithellamelle entsteht. Bei vielen Arten legt sich die Ohrmuschel während der Embryonalentwicklung nach vorne um und verwächst für mehr oder weniger lange Zeit mit der Mündung des Gehörganges und den benachbarten Regionen des Kopfes. In andern Fällen wird die Muschel sehr früh wieder zurückgeklappt, sodass hier nur die inneren, basalen Teile derselben verwachsen. Die Lösung des Ohrverschlusses ist dann vollzogen, wenn der Gehörgang sein definitives Lumen erhält. Bei der weissen Maus beruht dieser Prozess auf einer Verhornung (Roland 1934), was wohl für die Nesthockerformen allgemein gelten dürfte. Mit Vorsicht ist die Art des Ohrverschlusses bei Formen mit langer Tragzeit (sek. Nestflüchter) zu beurteilen, da hier unter Umständen der peridermale Anteil ein grosses Ausmass erreichen kann.

Wenn wir nun den embryonalen Nasenverschluss den Verwachsungen von Auge und Ohr gegenüberstellen, so beziehen wir uns für die letzteren auf die Situation der Nesthocker, bei denen diese Verschlüsse am ausgeprägtesten erscheinen:

A. Die Augenlider und das Aussenohr werden später in der Ontogenese verschlossen, wobei in jedem Falle die sich berührenden Epidermisschichten miteinander verwachsen (Vgl. Abb. 39).

B. Die Verwachsungen bestehen in der Hauptsache aus Intermediärzellen der definitiven Epidermis. Die Lösung manifestiert sich in einem typischen Verhornungsprozess, der immer mehr oder weniger lange Zeit nach dem Abwerfen des Periderms auftritt. (Die Verhornung des Verschlussgewebes kann in bestimmten Fällen gegenüber der Körperepidermis verzögert sein.)

C. Das generelle Erscheinen von epidermalen Verwachsungen bei der Entstehung der Augenlider und des Aussenohrs legt die Vermutung nahe, dass diese Bildungen eine Folge der besonderen Entwicklung dieser Sinnesorgane bei Säugetieren darstellen. Unter Umständen können die erwähnten Einrichtungen als sog. „amniotische Verschlüsse" funktionelle Bedeutung erlangen. Sie erscheinen

dann als Korrelationen zu einer besonderen Jugendgestalt (Nesthocker).

3. *Die Ordnung der epidermalen Verschlüsse an den Fernsinnesorganen der Säugetiere.*

In dieser Übersicht gehen wir von den Erscheinungen der Histogenese aus und ordnen die Verschlussmechanismen nach dem Prinzip ihrer strukturellen Komplikation. Als wichtiges Kriterium erscheint dabei die Art des Lösungsvorganges. Nach diesen Voraussetzungen müssen wir voneinander sondern:

A. Den embryonalen Nasenverschluss als einen für die Säugerstufe primären Verschlusstypus. Charakteristisch sind die frühe Entstehung aus den ersten Epidermisschichten und der Reduktionsvorgang in der Verwachsungszone, der mit der Ablösung des Periderms strukturell und zeitlich hochgradig übereinstimmt. Das Verschlussgewebe stellt eine neutrale, funktionslose Epidermisstruktur dar und ist dem Periderm gleichzusetzen.

B. Die Verschlüsse der Augenlider und des Aussenohrs als sekundäre Strukturen. Sie erscheinen zeitlich später und bestehen vorwiegend aus Intermediärzellen, d. h. aus einem Anteil der definitiven Epidermis. Entsprechend erfolgt die Lösung durch einen Verhornungsprozess, der gegenüber demjenigen in der Körperepidermis zeitliche Verschiebungen aufweisen kann.

IV. DISKUSSION DER ERGEBNISSE

1. *Die „morphologische Wertigkeit" der Verschlüsse und die Entwicklung des Integuments.*

Nachdem wir anhand des morphologischen Vergleichs die Existenz verschiedenwertiger Verschlusstypen haben nachweisen können, drängt es sich auf, diese im Zusammenhang mit der arttypischen Ontogenese zu betrachten. Eine besondere Berücksichtigung verdient die Situation der Vögel. Die zusätzliche Untersuchung

je eines Vertreters der Reptilien- und Säugerstufe gestattet, einen gewissen Überblick über die ganze Einheit der *Amniota* zu geben.

Die Ergebnisse der Strukturanalyse sind in Tab. 4 zusammengestellt. Die bei Amnioten beobachteten Verschlussbildungen erscheinen hier nach ihrer „morphologischen Wertigkeit" geordnet.

Tabelle 4.

Transitorische Verschlüsse in der Embryonalperiode der Amniota.

Organisations stufe	Verschluss peridermal = *primär*	„Pseudo-verschluss" = *intermediär*	Verschluss epidermal = *sekundär*	
ranghoch			Auge, Ohr, Mund nur *embryonal*	↑ Tendenz zu Verschlussbildungen nimmt zu (qualitativ und quantitativ)
Säugetiere	Nasenöffnungen nur *embryonal*	—		
rangniedrig			Auge, Ohr, event. Mund *postembryonal*	
ranghoch		Auge, Ohr, event. Federanlagen *postembryonal*	—	
Vögel	Nasenöffnungen und Vestibulum nur *embryonal*			
rangniedrig		—	—	
Reptilien	Nasenöffnungen und Vestibulum nur *embryonal*	—	—	

Die „primäre Struktur" des Nasenverschlusses gilt für alle untersuchten Arten. Sie findet ihren Ausdruck in der peridermalen Struktur der Verwachsungsstelle. Diese neutralen, funktionslosen Integumentstrukturen bleiben ausschliesslich auf die Embryonalperiode beschränkt und unterliegen einem besonderen Reduktionsvorgang. Während in der Embryonalperiode der Reptilien und Vögel die Dauer des Nasenverschlusses deutlich auf den Schlüpfmoment abgestimmt ist, so scheint diese Beziehung im Falle der Säuger, mindestens bei den Gruppen mit langer Tragzeit, gelockert (Vgl. Abb. 39). Die weitgehende Übereinstimmung in den generellen Merkmalen des Nasenverschlusses bei allen untersuchten Formen ergibt, dass diese embryonalen Bildun-

gen nicht die Bedeutung von Ontogenese-kriterien haben können.

Ein etwas modifiziertes Bild ergibt der Vergleich des Histogeneseverlaufs im Füllgewebe verschiedener Vogelarten (S. 59). Wenn wir für die unterschiedlichen Brutzeiten ein relatives Zeitmass voraussetzen, so zeigt sich eine hochgradige Koinzidenz im Erscheinen und im Abbau des Nasenverschlusses, auch bei systematisch extrem entfernten Arten. Innerhalb dieser Verschlussperiode erscheint im Füllgewebe immer die gleiche Folge von Differenzierungsschritten, unabhängig von der untersuchten Art. Die vergleichende Betrachtung des Differenzierungsgeschehens lässt die auffälligen zeitlichen Variationen der Granulaphase hervortreten. Ordnen wir die untersuchten Arten nach der abnehmenden Dauer der Granulaphase, so ergibt sich die Reihe: Wachtel — Alpensegler — Star — Wellensittich, eine Reihenfolge, die der steigenden Ranghöhe der Adultformen entspricht.

Das Ausmass der zeitlichen Variationen im Fortbestehen der Granulaphase wie auch der Gültigkeitsbereich der eben dargelegten Gesetzmässigkeit müssen anhand eines grösseren Materials abgeklärt werden. Die Histogenese des Füllgewebes zeigt bei ranghohen Formen eine schärfere Differenzierung der Phasen, was u. a. deutlich aus der zeitlichen Kontraktion der Granulaphase hervorgeht. Die „Differenzierung von ontogenetischen Prozessen" stellt eine für ranghohe Formen typische Erscheinung dar (PORTMANN 1942). Wir glauben daher in der gesetzmässigen zeitlichen Variation der Granulaphase ein Indiz dafür zu haben, dass die vergleichende Betrachtung von Differenzierungsvorgängen an einer Klärung der Probleme der Ranghöhe mithelfen kann.

Unsere ergänzenden Untersuchungen an Säugetieren erfassen ein zu geringes Material, als dass wir ähnliche Gesetzmässigkeiten für diese Gruppe zeigen könnten. Auf Grund der Literaturangaben ist aber anzunehmen, dass der Vergleich verschiedener Arten in Bezug auf die Dauer des Nasenverschlusses (wieder in relativen Zeiteinheiten gemessen) bedeutende Unterschiede ergeben kann (Vgl. Abb. 39). Diese Tatsache ist zu verstehen aus der besonderen Entwicklung der Säugetiere, wo bei der weitgehenden Konstanz

des Milieus kleinere Variationen in der Organogenese relativ bedeutungslos sein dürften.

Die Verschlüsse von Auge und Ohr unterscheiden sich vom Nasenverschluss in ihrer Struktur und ihrem zeitlichen Auftreten. Die „amniotischen Verschlüsse" repräsentieren die abgeleiteten Differenzierungsstufen am besten.

Der „Pseudoverschluss" bei ranghohen Vögeln stellt die „intermediäre Stufe" dar, ohne Verwachsung und Abbauprozess. Die besondere Art dieser Einrichtungen ist nicht aufzufassen als Zwischenglied zwischen fehlendem und intensivstem Verschluss durch Verwachsung, sondern als eine Eigentümlichkeit der Vogelstufe, für die auch das Periderm eine Sonderentwicklung aufweist.

Bei Säugetieren erscheint der Augenverschluss uniform und muss morphologisch der „sekundären Stufe" zugeordnet werden. Die vielgestaltigen Erscheinungen des Ohrverschlusses hingegen bedürfen im einzelnen einer Prüfung, damit sie mit Sicherheit in ihrer strukturellen Wertigkeit erfasst werden können. Wir dürfen den Ohrverschluss dann als der „sekundären Stufe" zugehörig bezeichnen, wenn die Lösung erst postembryonal erfolgt, da in diesem Fall der Peridermanteil nicht mehr vorhanden ist. Bleibt der Ohrverschluss dagegen auf die uterine Phase beschränkt und unterbleibt die Verwachsung der Ohrmuschel mit der Mündung des äusseren Gehörganges, so können die Merkmale der „primären Verschlüsse" stark hervortreten. Diese Situation müssen wir im Zusammenhang mit der funktionellen Interpretation dieser Einrichtungen berücksichtigen.

Die „intermediären Verschlusstypen" der Vögel und die ausgeprägt „sekundären" bei den Nesthockerformen der Säugetiere ermöglichen die Charakterisierung von Jugendgestalten und der ihnen zugeordneten Ontogeneseformen (Portmann 1938 *a/b*, 1939, 1942).

Das Vorkommen von verschiedenen Verschlusstypen an den 3 Fernsinnesorganen der gleichen Art führt uns zur Annahme einer gesetzmässigen Ordnung der Differenzierungsvorgänge im embryonalen Integument. Da bei allen untersuchten Arten ähnliche Erscheinungen in der Entwicklung des Integuments vorkommen, versuchen wir ein allgemeines Schema der Differen-

zierung für die 3 Stufen der *Amniota* zu entwerfen (Abb. 38). Wir sehen dabei ab von allen speziellen Anhangsgebilden, beachten

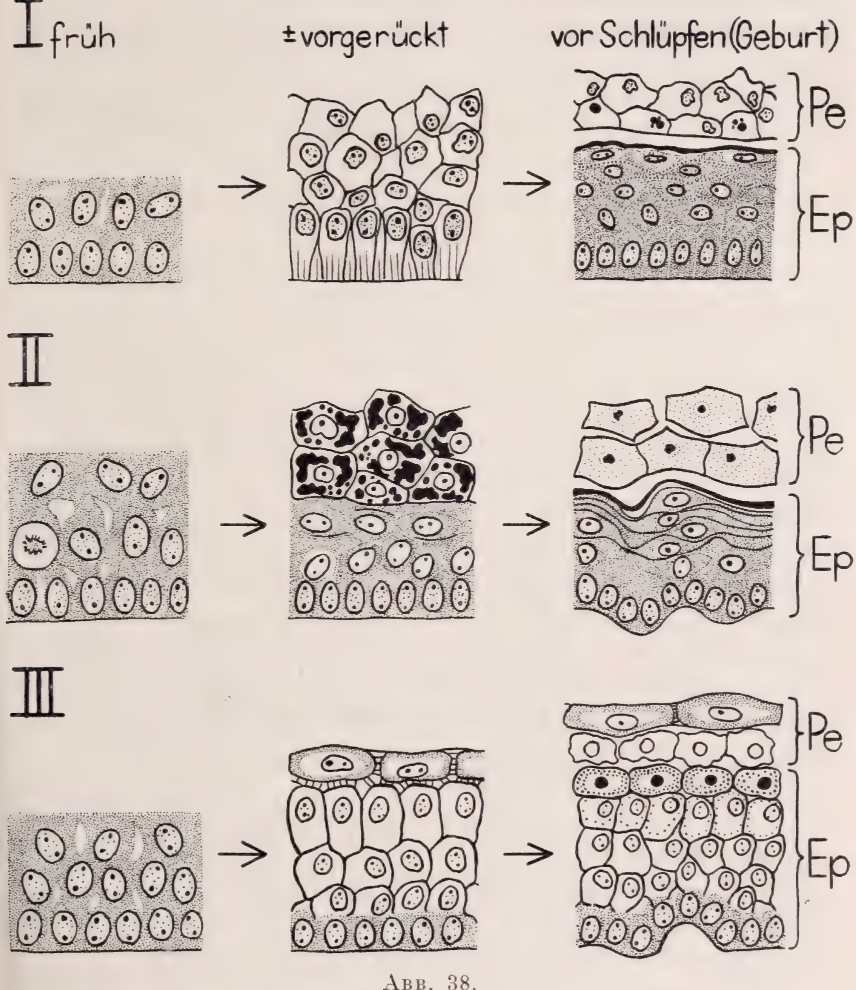


Abb. 38.
Die Differenzierung des embryonalen Integuments der *Amniota* (Schema).
I. Ringelnatter, II. Star, III. Schwein,
Das Verhältnis von definitiver Epidermis (Ep) zum Periderm (Pe) ist willkürlich.

dafür mehr den transitorischen Integumentteil (Periderm), wie er an der Körperhaut in Erscheinung tritt.

Der Ausgangszustand gleicht in hohem Masse einem Symplasma. Als erste Differenzierungsprodukte entstehen in der proto-

plasmatischen Grundsubstanz Zellwände, die metaplasmatische Strukturen darstellen und in den einzelnen Gruppen sehr verschieden ausgebildet sein können. Der strukturelle Unterschied zwischen dem transitorischen und dem definitiven Teil des Integuments wird erst auf vorgerückten Stadien der Entwicklung sichtbar. Das Periderm entspricht den Differenzierungsprodukten der ersten embryonalen Integumentschichten (Basalschicht ausgenommen). Seine Struktur ist in den drei Gruppen der *Amniota* verschieden ausgebildet. So erweisen sich die Peridermschichten der Reptilien als arm an Differenzierungsvorgängen, während bei Säugetieren besonders an der Körperoberfläche komplexe Zellformen entstehen können (periphere und tiefere Peridermzellen). Es fällt auf, dass die Peridermstrukturen in diesen beiden Gruppen gewisse formale Ähnlichkeiten zeigen (z. B. Blasenzellen, in spätern Stadien auch Kernpyknosen). Bei Vögeln finden wir einen besonderen Weg der Entwicklung, da hier in den Peridermzellen eine intensive Sekretion von Keratohyalinsubstanz auftritt. Den Angaben von Apolant (1901) ist zu entnehmen, dass auch im Eponychium der Säuger ähnliche Zellen vorkommen, was auf einer starken Entfaltung unserer Grenzschicht (Vgl. Abb. 36 B und 37 B′) an jenen Stellen beruhen dürfte.

Die histologische Untersuchung des Nasenverschlusses bei den einzelnen Gruppen ergibt Merkmale, die mit denjenigen des transitorischen Integuments weitgehend übereinstimmen, sodass wir die „primären Verschlussformen“ unbedingt den Peridermstrukturen zuordnen müssen.

In den Schichten, welche die definitive Epidermis aufbauen, sind die Funktionsstrukturen intensiver ausgebildet, und auf spätern Stadien der Entwicklung beginnen die äussersten Zellen zu verhornen. Die typische Schichtenfolge ist in der Regel erst nach dem Verlust des Periderms eindeutig zu erkennen.

Die „amniotischen Verschlüsse“ der Vögel und Säugetiere sind auf Grund ihrer Merkmale dem definitiven Integument zuzuordnen, mit der Einschränkung, dass an den Verwachsungsstellen (bei Säugetieren) die Funktionsstrukturen weniger stark ausgebildet sein können. Im Falle der Verwachsung beruht der Lösungsvorgang auf einer Verhornung der Zellen.

Wir folgern, dass die Struktur der epidermalen

Verschlüsse bedingt ist durch den Zeitpunkt ihrer Entstehung und die Qualität der daran beteiligten Epidermisschichten. Die Verschlussbildungen lassen sich somit zurückführen auf die Entwicklung der arttypischen Epidermis und sind dementsprechend in das Gefüge der Ontogeneseprozesse eingeordnet.

2. *Die funktionelle Bedeutung von epidermalen Verschlüssen.*

Untersuchen wir die Verschlussbildungen nach ihrer möglichen Funktion, so ergeben sich Zusammenhänge mit den morphologischen Befunden.

Der Verschluss der äusseren Nasenöffnungen im postembryonalen Leben stellt eine Ausnahmesituation dar (z. B. *Sula*-Arten). Normalerweise dienen bei den *Amniota* ausser der Mundöffnung auch die Gänge des Riechorganes als Zirkulationswege für die Atemluft. Im Falle der Säuger kommt es bei den Jungtieren während des Saugaktes zu einer temporären, hermetischen Abdichtung der Mundöffnungen, sodass die Atemluft allein noch durch die Nasenöffnungen zirkulieren kann. Eine in dieser Hinsicht extreme Situation demonstriert das neugeborene Riesenkänguruh (*Macropus giganteus* Zimm.), wo das Jungtier für längere Zeit fest mit der mütterlichen Zitze verbunden bleibt. Unter solchen Umständen müssen die Gänge des Riechorganes nach der Geburt unbedingt offenstehen, d. h. der Nasenverschluss bleibt in seiner Dauer auf die Embryonalperiode limitiert.

Die wenigen bisherigen Deutungsversuche des embryonalen Nasenverschlusses gehen einzig von funktionellen Erwägungen aus, die sich meistens auf die Beobachtung der makroskopischen Verhältnisse stützen. Seine morphologische Sonderstellung aber ergibt sich nur aus der histologischen Detailanalyse.

Unhaltbar ist die Ansicht von PETER (1906), der den Nasenverschluss interpretiert als eine Schutzeinrichtung, die das Sinnesepithel am direkten Kontakt mit schädlichen Stoffen der Amnionsflüssigkeit hindern sollte. Einmal ist zu bedenken, dass diese Stoffe auch durch die Choanen und den Nasenrachengang eindringen können. Ferner erfolgt die Lösung des Verschlusses bei vielen Säugetieren

einige Zeit vor der Geburt, sodass schädliche Stoffe, die in spätern Entwicklungsstadien in der Amnionsflüssigkeit eher angereichert sind, ungehindert zum Sinnesepithel gelangen können. Dass die Gewebewucherungen im vordersten Teil der Nasenhöhle für den Ablauf formativer Prozesse notwendig sind, wie WACHNITZ (1939) die Ansicht vertritt, scheint uns deshalb ausgeschlossen, weil gerade die intensivsten Reliefbildungen dort entstehen, wo die Nasenhöhle keine Verwachsungen zeigt. Somit kann es sich bei der Bildung der äusseren Nasenöffnungen nicht um einen „umwegigen Entwicklungsgang" im Sinne von NAUCK (1934) handeln; denn eine Korrelation zwischen Verschluss und Form der Nasenöffnungen dürfte kaum bestehen.

Wir kommen deshalb zum Ergebnis, dass dem embryonalen Nasenverschluss jede sichtbare funktionelle Bedeutung abzusprechen ist. Diese Verwachsungen erscheinen als eine Eigentümlichkeit von embryonalem, undifferenziertem Epidermismaterial, wobei hervorgehoben werden muss, dass solche nur an ganz bestimmten Körperstellen entstehen.

Die abgeleiteten Verschlussformen findet man gehäuft bei Jungtieren, deren Organe eine auffallende Disharmonie im Entwicklungsgrad aufweisen. In allen diesen Fällen übernehmen die epidermalen Verwachsungen eine schützende Funktion, indem sie die Reifung noch unfertiger Sinnesorgane, relativ unabhängig von den Aussenbedingungen, gewährleisten (PORTMANN 1938 *a*/*b*, 1939, 1942). Dass wirklich eine Beziehung zwischen der Struktur des Verschlusses und seinem Funktionell-Werden besteht, ist wiederum am Beispiel des Riesenkänguruhs zu belegen. Beim Neugeborenen sind die Mundränder miteinander verwachsen, wobei ein Mechanismus entsteht, welcher der Anheftung des Jungen an die mütterliche Zitze dient. Der Struktur nach stimmt die Verwachsung der Mundspalte mit dem Augen- und Ohrverschluss überein, hat also „sekundären Charakter". Die von WACHNITZ (1939) beschriebene partielle Verwachsung der Mundränder bei Rinderembryonen zeigt die gleichen Merkmale wie der Nasenverschluss und muss folglich hier als funktionslose Bildung den „primären" Verschlusstypen zugerechnet werden.

Im Falle der ranghohen Säuger mit langer Tragzeit bedeuten der intrauterin ablaufende Augen- und Ohrverschluss funktionslose Einrichtungen. Untersuchen wir beim Schwein und der Maus, wie die Verschlussperioden in die Ontogenese eingegliedert sind, so sehen wir, dass im Falle des Schweins (lange Tragzeit) der Augen- und Ohrverschluss relativ früher gebildet werden (Abb. 39).

Dadurch, dass die ursprünglich auf den Geburtsmoment abgestimmten „sekundären" Verschlüsse bei höhern Säugern in die ver-

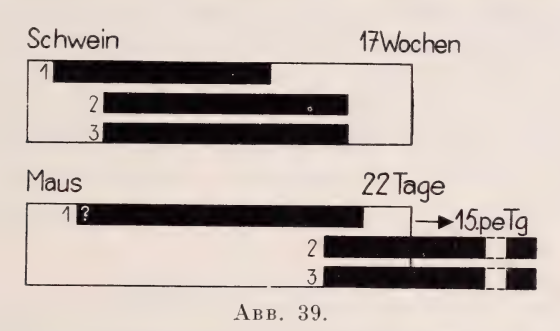


ABB. 39.
Die Eingliederung der Verschlussperioden in die Ontogenese bei Maus und Schwein.
1 = Nasen-, 2 = Augen-, 3 = Ohrverschluss.
Man beachte die relativ frühe Entstehung von Augen- und Ohrverschluss im Falle des Schweins (lange Tragzeit!).

längerte Uterinphase einbezogen werden, können sich zeitliche Verschiebungen ergeben, denen kein funktioneller Wert zukommt. Die ausgedehnte Uterinphase bedeutet für die erwähnten Verschlüsse die Lösung aus dem Funktionskreis, wodurch ihre Entwicklung mehr oder weniger „beliebige" Verschiebungen erfahren kann. Entstehen diese Verschlüsse früh, so treten unter Umständen Merkmale der „primären Differenzierungsstufe" hervor, sodass sekundär wieder einfache Verschlusstypen entstehen (event. Ohrverschluss).

Ausserdem können Verschiebungen von Zellmaterial während der Entwicklung die Struktur von Verschlüssen beeinflussen. So scheinen die Peridermzellen der Lidnaht an die Oberfläche verdrängt zu werden, sodass die eigentliche Verwachsungsstelle ganz aus den später gebildeten Intermediärzellen besteht.

Wenn wir die Verschlusseinrichtungen in ihrer Gesamtheit überblicken, so erscheinen sie als typische Amniotenmerkmale,

die bei den einzelnen Gruppen verschieden ausgebildet sein können. Ein Minimum an Verschlüssen und durchwegs einfache Strukturen weisen die Reptilien (Ringelnatter) auf, während bei Vögeln und erst bei Säugetieren zahlreiche und morphologisch verschiedenwertige Bildungen dieser Art entstehen. In der Regel betrifft es Hilfsapparate von Sinnesorganen, die bekanntlich in der aufsteigenden Linie der *Amniota* eine Tendenz zu reicherer Entfaltung und Funktionssteigerung zeigen. Dass den dabei auftretenden Neubildungen auch Besonderheiten in der Organogenese entsprechen dürften, ist anzunehmen. Die Verschlusseinrichtungen stellen offenbar Begleiterscheinungen der Entwicklungsweise der betreffenden Sinnesorgane dar; sie treten erst dann hervor, wenn die Hilfsapparate (Vestibulum, Augenlider und Drüsenapparate,Aussenohr) bei den Adultformen einen bestimmten Grad der Entfaltung zeigen.

V. ZUSAMMENFASSUNG

1. Es werden die embryonal entstehenden Verschlüsse an Fernsinnesorganen (Nase, Auge, Ohr) bei verschiedenen Formen der *Amniota* in ihrer „morphologischen Wertigkeit“ dargestellt. Der Hauptteil der Arbeit besteht in der makroskopischen und histologischen Untersuchung des embryonalen Nasenverschlusses bei Vögeln. Zum Vergleich werden die entsprechenden Erscheinungen bei der Ringelnatter (*Natrix natrix* L.) und beim Hausschwein (*Sus scrofa domesticus* L.) geprüft. Der Augenverschluss und die versenkten Federanlagen beim Staren sowie die verwachsenen Lidränder beim Schwein repräsentieren weitere Möglichkeiten von epidermalen Verschlüssen, über die Einzelheiten gegeben werden.

2. Für den Staren (*Sturnus vulgaris* L.) und die Wachtel (*Coturnix coturnix* L.) wird die gleichartige Entstehung und Reduktion des Nasenverschlusses gezeigt (S. 35—54). Die Erscheinungen der Histogenese werden bei verschiedenen Arten verglichen. Die Entwicklung des Füllgewebes zeigt bei ranghohen Formen gegenüber der Wachtel eine stärkere „Differenzierung der Phasen”.

3. Der embryonale Nasenverschluss bei Vögeln stellt eine „primäre Differenzierungsleistung“ von Epidermismaterial dar. Er

entsteht früh aus der Verschmelzung undifferenzierter Epidermisschichten. Die Lösung beruht auf einem besonderen, von der typischen Verhornung abweichenden Reduktionsvorgang (S. 62), der hier zeitlich auf den Schlüpfmoment abgestimmt ist.

4. Die Identität von Periderm und Verschlussgewebe im Nasenvorhof, resp. in den äusseren Nasenöffnungen wird ferner für die Ringelnatter und das Hausschwein nachgewiesen. Abgesehen von art- (event. gruppen-)typischen Unterschieden im Differenzierungsgeschehen, ergeben sich für die „primären Verschlüsse" der Reptilien- und Säugerstufe Kriterien, die mit den für die Vögel gefundenen gut übereinstimmen.

5. Das „Epitrichium"-Problem wird diskutiert und auf Grund eindeutiger histologischer Kennzeichen der Begriff „Periderm" definiert; er soll die vieldeutige Bezeichnung „Epitrichium" ersetzen (S. 60).

6. „Abgeleitete" Verschlusstypen entstehen im Vergleich zu den „primären" später in der Ontogenese und gleichen in ihrer Struktur weitgehend dem definitiven Integument (Epidermis); je nach der Intensität dieser transitorischen Verschlüsse unterscheiden wir:

a) Die „intermediäre Stufe", die durch den engen Kontakt fast ausdifferenzierter Epidermisschichten in der Embryonalperiode ranghoher Vögel zustande kommt (Auge, event. Gehörgang und Federanlagen). Diese „Pseudo-Verschlüsse" haben funktionelle Bedeutung.

b) Die „sekundäre Stufe" umfasst die epidermalen Verwachsungen der Lidränder und z. T. auch des Aussenohrs bei Säugetieren. Ihre Lösung ist an einen Verhornungsprozess gebunden. Diese Situation zeigen die „amniotischen Verschlüsse" der Nesthockerformen unter den Säugetieren.

7. Es ist zu beachten, dass bei Säugetieren mit langer Tragzeit, wo der Augen- und Ohrverschluss intrauterin durchlaufen werden (funktionslos), diese Verwachsungen zeitlich vorverlegt sind, sodass der peridermale Anteil (einfache Struktur) vorherrschen kann.

8. Die funktionelle Bedeutung der Verschlussformen entspricht der morphologischen Klassifikation insofern, als die „primäre" Stufe immer ohne Funktion bleibt, während die „intermediäre" und die typisch „sekundäre" als sog. „amniotische Verschlüsse" Schutzeinrichtungen für nicht ausdifferenzierte Sinnesorgane darstellen. Einer Jugendform, deren Organe im Entwicklungsgrad extrem differieren, entspricht ein Maximum von „sekundären" (funktionellen) Verschlusseinrichtungen.

9. Die histologische Analyse der verschiedenen Verschlusstypen führt zur Annahme einer gesetzmässigen Ordnung der Differenzierungsprozesse im embryonalen Integument. Im Schema werden die wichtigsten Etappen für die Ringelnatter, den Staren und das Schwein einander gegenübergestellt, wobei überall ein transitorisches Periderm von der definitiven Epidermis unterschieden werden kann.

VERZEICHNIS DER ABKÜRZUNGEN

ABB. 1—4.

Ae = äussere Nasenöffnung (Apertura externa), Es = Eischwiele, resp. deren Anlage. Fp = Füllgewebepfropf, Fr = Füllgewebereste, dH = dorsaler Höcker, vH = ventraler Höcker, aNf = äusserer Nasenfortsatz, iNf = innerer Nasenfortsatz, Oa = Anlage des Operculums, Op = Operculum (Schildchen). Of = Oberkieferfortsatz, Os = Oberschnabel. Sp = Spalte zwischen Operculumrand und Oberschnabel, R = Rand der spätern Nasenöffnung, Rw = Randwulst, W = Wall.

ABB. 5—13.

Übersichtsbilder: Ae = äussere Nasenöffnung, As = Auskleidung des Vorhofs (Vorhofsepithel), oE = olfaktorisches Epithel, rE = respiratorisches Epithel, Ep = Epidermis, Es = Epithelstrang, gEs = Epithelstrang mit granulahaltigen Zellen. Fg = Füllgewebe. gFg = Füllgewebe mit granulahaltigen Zellen, sFg = geschrumpftes Füllgewebe. Hm = Hauptmuschel (Concha), Se = Sinnesepithel, Vh = Vorhof (Vestibulum), Vm = Vorhofsmuschel (Praeconcha), hZ = granulafreie, hyaline Zellen.
Ausschnitte (Füllgewebe und Vorhofsepithel): Bk = Basalkerne, Bm = Basalmembran. Fk = Füllgewebekerne, dFk = degenerierte Füllgewebekerne. Fz = Füllgewebezellen. G = Grenze zwischen dem transitorischen Füllgewebe und dem sich bildenden Vorhofsepithel, Gr = Granula, Gs = Granulaschollen, vGs = verquellende Granulaschollen, Hs = Hornschicht (Stratum corneum), Kn = Knötchen der Interzellularbrücken. Kr = Kernreste (Chromatinbrocken), Me = Zellwände, Mi = Mitose, Ns = Netzstrukturen in hyalinen Zellen, Pl = Lücken im Protoplasma, Ps = Protoplasmastränge, Sp = Spalträume zwischen den Zellen, Ts = Tröpfchenstrukturen in hyalinen Zellen, Vk = Vakuole, Zk = Kerne der Intermediärschicht, Zz = Zellen der Intermediärschicht, dZ = dunkle Zellen, hZ = helle Zellen.

ABB. 14—20.

Übersichtsbilder: Ep = Epidermis, Es = Epithelstrang, Fa = Federanlage, Fg = Füllgewebe, gFg = Füllgewebezellen mit Granula, Fr = Füllgewebereste, Op = Operculum, Se = Sinnesepithel, Vh = Vorhof, Vm = Vorhofsmuschel.
Ausschnitte: Bk = Basalkerne, Bm = Basalmembran, Cr = Cytoplasmareste, Fk = Füllgewebekerne, dFk = degenerierte Füllgewebekerne, Ge = Gerinnsel, Gr = Granula. Gs = Granulaschollen, Hs = Hornschicht, Ir = Interzellularspalten, Me = Zellwände. aMe = in Auflösung begriffene Zellwände, Mi = Mitose. Pl = Lücken im Protoplasma. Ps = Protoplasmastränge, Vk = Vakuole, Zk = Kerne der Intermediärschicht. Zz = Zellen der Intermediärschicht, hZ = hyaline Zellen.

ABB. 25—26.

Übersichtsbilder: Bg = Bindegewebe, Co = Cornea, Ep = Epidermis, Fk = Federkeime, Ls = Lidspalte, Nh = Nickhaut, Ol = Oberlid, Po = Porus, Ul = Unterlid.
Ausschnitte: Bz = Basalzellen, Iz = Intermediärzellen, Hs = Hornschicht.

ABB. 28—32.

Übersichtsbilder: Ep = Epidermis, Es = Epithelstrang, rE = respiratorisches Epithel. Fg = epidermales Füllgewebe, dFg = degenerierendes Füllgewebe. JO = Jacobsonsches Organ, sN = seitliche Nasendrüse, Nh = Nasenhöhle, aNf = äusserer Nasenfortsatz, iNf = innerer Nasenfortsatz, Pe = Periderm, Se = Sinnesepithel, Tr = Tränennasengang.
Ausschnitte: Bk = Basalkerne, Bm = Basalmembran, Bz = Basalzellen, gG = grosse Gerinnsel, Hr = Hohlraum, Hs = Hornschicht, Iz = Intermediärzellen, Ke = Kerne. Kf = Kernfragmente, Kn = „Kernnester", Kr = Kernreste, dK = deformierte Kerne. wK = wandständige Kerne, Me = Zellwände, Pf = Protoplasmafasern, hP = homogenes Protoplasma, Vk = Vakuole.

ABB. 34—37.

Übersichtsbilder: Ep = Epidermis, dFg = degenerierendes Füllgewebe, Ln = Lidnaht. Na = äussere Nasenöffnung, Nh = Nasenhöhle, Pe = Periderm, Vz = Verwachsungszone, Zi = Zilien.
Ausschnitte: Bs = Basalschicht, dFb = degenerierende Fibrillen, pFm = peripherer Fibrillenmantel, pG = protoplasmatische Grundmasse, Ir = Interzellularspalten, Iz = Intermediärzellen, Ke = Kerne, aKe = achromatische Kerne, dKe = degenerierende Kerne, Kg = Keratohyalingranula, Kz = Keratohyalinhaltige Zellen, Ks = Schicht der Keratohyalinzellen, Pfb = Protoplasmafibrillen, Pz = Peridermzellen, dPz = degenerierende Peridermzellen, pR = perinukleärer Raum, Zg = Zellgrenzen.

VII. LITERATUR

1901. Abraham, K. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Wellensittichs.* Anat. H. 17, 589—669.

1921. Addison, W. and How, H. *The Development of the Eyelids of the Albino Rat until the Completion of Disjunction.* Amer. J. Anat. 29, 1—33.

1901. Apolant, H. *Über den Verhornungsprozess.* Arch. mikr. Anat. 57, 766—798.

1908. Ask, F. *Über die Entwicklung der Lidränder, der Tränenkarunkel und der Nickhaut beim Menschen.* Anat. H. 36, 191—279.

1944. Bartels, E. *Morphogenetische Wirkungen des Schilddrüsenhormons auf das Integument von Vogelembryonen.* Arch. Entw.-Mech. 142, 763—816.

1926. Biedermann, W. *Vergleichende Physiologie des Integumentes der Wirbeltiere.* Ergeb. Biol. 1, 1—174.

1879 83. Born, G. *Die Nasenhöhlen und der Tränennasengang der amnioten Wirbeltiere.* I, II Morph. Jb. 5, 62—140, 401—429; III Morph. Jb. 8, 188—232.

1889. Bowen, J. T. *The Epitrichial Layer of the Human Epidermis.* Anat. Anz. 4, 412—416, 441—450.

1907. Branca, A. *Recherches sur la kératinisation (I—III).* J. l'anat. et physiol. 43, 341—386, 433—446.

1903. Cohn, F. *Zur Entwicklungsgeschichte des Geruchsorganes des Hühnches.* Arch. mikr. Anat. 61, 133—149.

1934. Franz, V. *Vergleichende Anatomie des Wirbeltierauges.* Handb. vgl. Anat. Wirbelt. (Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch),2 (II), Berlin, Wien.

1885. Gardiner, E. *Beiträge zur Kenntnis des Epitrichiums und der Bildung des Vogelschnabels.* Arch. mikr. Anat. 24, 289—338.

1915 Greschik, E. *Zur Histologie der Vogelhaut.* Aquila 12, 89—110.

1909. Grosser, O. und Tandler, J. *Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte des Kiebitzes (Vanellus cristatus Mey.).* Keibels Normentafeln Entw.-Gesch. Wirbelt. 9.

1937. Guieysse-Pellissier, A. *Etude de la disjonction des paupières chez la jeune souris blanche.* Bull. d'hist. appliquée 14, 73—79.

1907 11. Heidenhain, M. *Plasma und Zelle.* Jena.

1921. Hess, A. *Die Entwicklung des Lides beim Hausschwein.* Inaug.-Diss. vet.-med. Fak., Zürich.

1927. Hoepke, H. *Die Haut.* Handb. mikr. Anat. Mensch. (v. Möllendorff), 3 (I), Berlin.

1882 83. Jeffries, A. *The Epidermal System of Birds.* Proc. Bost. Soc. Nat. Hist. 22, 203—241.

1906. Keibel, F. *Die Entwicklung der äussern Körperform der Wirbeltierembryonen . . .* Handb. vgl. exp. Entw. Lehre Wirbelt. (O. Hertwig), 1 (II), Jena.

1900. Keibel, F. und Abraham, K. *Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte des Huhnes (Gallus domesticus).* Keibels Normentafeln Entw.-Gesch. Wirbelt. 2.

1877. Kerbert, C. *Über die Haut der Reptilien und anderer Wirbeltiere.* Arch. mikr. Anat. 13, 205—262.

1906. Krause, R. *Entwicklungsgeschichte des Gehörorganes.* Handb. vgl. exp. Entw.-Lehre Wirbelt. (O. Hertwig), 2 (II), Jena.

1906. Krause, W. *Die Entwicklung der Haut und ihrer Nebenorgane.* Handb. vgl. exp. Entw.-Lehre Wirbelt. (O. Hertwig), 2 (I), Jena.

1931. Lange, B. *Integument der Sauropsida.* Handb. vgl. Anat. Wirbelt. (Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch), 1, Berlin, Wien.

1903. Lewin, M. *Über die Entwicklung des Schnabels von Eudyptes chrysocome.* Jena. Z. Natw. 37, 41—82.

1889. Looss, A. *Über Degenerationserscheinungen im Tierreich . . .* Preisschr. gekr. herausgegeb. Fürstl. Jablonowskischen Ges. Leipzig (Mathem.-naturw. Section), 27, 1—115.

1897. Mehnert, E. *Kainogenesis als Ausdruck differenter phylogenetischer Energien.* Jena (zit. n. Sewertzoff).

1931. Nauck, E. T. *Über umwegige Entwicklung.* Morph. Jb. 66, 65—195.

1904. Peter, K. *Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Zauneidechse (Lacerta agilis).* Keibels Normentafeln Entw.-Gesch. Wirbelt. 4.

1906. Peter, K. *Die Entwicklung des Geruchsorganes und des Jacobson'schen Organs in der Reihe der Wirbeltiere.* Handb. vgl. exp. Entw.-Lehre Wirbelt. (O. Hertwig), 2 (II), Jena.

1927. Pinkus, F. *Normale Anatomie der Haut.* Handb. Haut- u. Geschl.-Krankh. (Jadassohn), 1 (I), Berlin.

1935. Portmann, A. *Die Ontogenese der Vögel als Evolutionsproblem.* Acta biotheoret. 1, 59—90.

1938*a*. —— *Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Vögel.* Rev. suisse Zool. 45, 273—348.

1938*b*. —— *Die Ontogenese der Säuger als Evolutionsproblem.* Bio-Morphosis 1, 49—66, 109—126.

1939. —— *Nesthocker und Nestflüchter als Entwicklungszustände verschiedener Wertigkeit bei Vögeln und Säugetieren.* Rev. suisse Zool. 46, 385—390.

1942. —— *Die Ontogenese und das Problem der morphologischen Wertigkeit.* Rev. suisse Zool. 49, 169—185.

1839. Rathke, H. *Entwicklungsgeschichte der Natter.* Königsberg.

1934. Roland, E. *Morfogenesi dell'orecchio esterno.* Torino.

1897. Rosenstadt, B. *Über das Epitrichium des Hühnchens.* Arch. mikr. Anat. 49, 561—585.

1912. —— *Untersuchungen über die Histogenese des Eizahnes und des Schnabels beim Hühnchen.* Arch. mikr. Anat. 79, 612—636.

1931. Schumacher, S. *Integument der Mammalier.* Handb. vgl. Anat. Wirbelt. (Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch), 1, Berlin, Wien.

1931. Sewertzoff, A. *Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution.* Jena.

1921. Slonaker, J. *The Development of the Eye and its Accessory Parts in the English Sparrow (Passer domesticus).* J. Morph. 35, 263—358.

1927/34. Stresemann, E. *Aves.* Handb. Zoologie (Kükenthal-Krumbach), 7 (II), Berlin, Leipzig.

1909. Studnička, F. *Vergleichende Untersuchungen über die Epidermis der Vertebraten.* Anat. H. 39, 1—267.

1878. Urbantschitsch, V. *Das Lumen des äussern Gehörgangs bei Embryonen und Neugeborenen.* Mitt. embr. Inst. k.-k. Univ., Wien 2, 132—136.

1910. Virchow, H. *Mikroskopische Anatomie der äussern Augenhaut und des Lidapparates.* Handb. Augenheilk. (Graefe-Saemisch). 1. Teil, Bd. I, Leipzig.

1939. Wachnitz, L. *Vorübergehender epithelialer Nasenverschluss bei Säugerembryonen.* Acta biol. Latuica 9, 11. H. 25—68.

1882. Waldeyer, W. *Untersuchungen über die Histogenese der Horngebilde, . . .* Beitr. Anat. Embryol. (Festgabe Jacob Henle), 141—163.

1866. Welcker, H. *Über die Entwicklung und den Bau der Haut und Haare bei Bradypus. . . .* Abh. natf. Ges. Halle 9, 17—72.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Tome 57, nº 4 — Février 1950

L'action de l'urine de femme enceinte sur le cobaye mâle

par

W. TAILLARD

Avec 29 figures et 1 tableau dans le texte.

Travail exécuté et publié grâce à des subventions de la «Donation Georges et Antoine Claraz, instituta et curata Johannis Schinz professoris auspiciis».

SOMMAIRE

INTRODUCTION

Depuis 1935, l'école de Guyénot étudie l'action gonadotrope de l'urine de femme enceinte (U. F. E.). Dans un travail d'ensemble de 1946, Guyénot décrit minutieusement chez le Cobaye femelle, deux actions liées à deux hormones différentes.

La première consiste dans le déclenchement d'un rut physiologique chez l'animal impubère lorsqu'on lui administre de faibles doses: rut se manifestant par une ouverture vaginale, accompagnée des transformations histologiques caractéristiques du vagin et de l'utérus, et par la maturation de un ou deux follicules dans l'ovaire. Cette action, dite acmogène, nécessite la présence de l'hypophyse pour se manifester. Guyénot pense que l'U. F. E. contiendrait une hormone hypophysotrope qui agirait sur la glande pituitaire en la stimulant et lui faisant excréter une quantité suffisante d'hormone auxogène pour déclencher un rut.

La seconde action se manifeste à la suite d'un traitement à fortes doses. Des doses moyennes provoquent la transformation des follicules mûrs en corps jaunes vrais (lutéinisation vraie). Les fortes doses par contre agissent sur tous les éléments d'origine thécale (thèques des follicules à tous les stades et tissu interstitiel) en les hypertrophiant (pseudolutéinisation). Cette action est directe, n'a pas besoin de l'hypophyse; elle est due à l'hormone crinogène contenue dans l'U. F. E. Le principe crinogène est très thermolabile; après un chauffage d'une heure à 70 degrés C, il est complètement détruit, laissant le principe acmogène (plus thermostable) libre d'exercer son action, même avec de très fortes doses.

Le professeur Guyénot nous proposa alors de rechercher si cette dualité de l'action de l'U. F. E. se retrouvait chez le Cobaye mâle: Pourrait-on mettre en évidence chez le mâle comme chez la femelle deux actions différentes selon le dosage utilisé ? Les faibles doses produiraient-elles une puberté précoce, une mise en train de la lignée germinative (spermatogenèse) alors que les fortes doses provoqueraient l'hypertrophie interstitielle ?

Les effets de l'U. F. E. sur le testicule ont fait l'objet de nombreux travaux. Mais ceux-ci ont toujours été exécutés sur le Rat, animal qui semble réagir mieux et plus rapidement aux hormones hypophysaires que le Cobaye mâle. Les résultats obtenus

sont très contradictoires. Si tous les auteurs s'accordent pour attribuer à l'U. F. E. un effet sur les cellules interstitielles qui s'hypertrophient et influencent les caractères sexuels secondaires (pénis, prostate, vésicule séminale), il n'y a plus aucun accord lorsqu'il s'agit de la spermatogenèse. SMITH et LEONARD (1933-1934) trouvent une action sur les tubes séminifères du Rat hypophysectomisé. De même, LEATHAM (1940-1943), EVANS, PENCHARZ et SIMPSON (1934) observent une persistance de la spermatogenèse chez les Rats hypophysectomisés s'ils sont traités dès l'opération (deux cas). SIMPSON, LI et EVANS confirment ces résultats (1942-1944), mais ils notent que si l'on attend trop longtemps après l'opération pour commencer le traitement, celui-ci n'a plus aucun succès. SMITH (1938) trouve une action chez le Rat hypophysectomisé mais pas chez le Singe. GREEP (1937) observe aussi une action chez l'animal hypophysoprive.

D'autres auteurs ont tenté d'obtenir une spermatogenèse précoce chez les animaux impubères par un traitement à l'U. F. E. Les résultats publiés nous paraissent peu convaincants:

BROUHA et SIMONNET (1929) trouvent des spermatozoïdes dans les tubes séminifères de Souriceaux traités par des doses de 0,1 à 0,6 cc. en dix jours. Cependant ces cas de spermatogenèse précoce sont rares et les deux auteurs français insistent surtout sur l'action de leurs extraits vis-à-vis du tissu interstitiel (test de grossesse). ENGLE (1938) traite des Rats de 20 à 50 gr. et note une augmentation du diamètre des tubes. BORST (1930) et COLE (1932-1936) constatent des résultats positifs dans certains cas, mais aussi des lésions des tubes après l'emploi de fortes doses: ils traitent des Souris en leur donnant 500 à 1500 unités-Rat en une seule fois et autopsient quatre jours après.

De même, VOSS et LOEWE (1928) trouvent une activation des tubes chez la Souris impubère après implantation d'hypophyses de Mouton et traitement à l'U. F. E. DEANESLY et WARWICK utilisent des Rats traités au stilboestrol et constatent que l'U. F. E. prévient la sidération de la spermatogenèse due à l'œstrogène. Les résultats de LEATHAM (1942) et NEUMANN (1931) sont très douteux. BALDWIN et MIN-HSIN (1942) observent une activation de la spermatogenèse de *Xiphophorus Helleri* après traitement à l'U. F. E. BAKER et JOHNSON (1936), travaillant sur *Citellus decemlineatus*, trouvent aussi une activation de la spermatogenèse avec descente testicu-

laire. Les travaux médicaux touchant l'Homme enregistrent surtout la descente testiculaire due à l'U. F. E., agent thérapeutique très actif de la cryptorchidie. Déjà Engle (1932) avait noté une descente testiculaire chez le Macaque; pour l'Homme nous pouvons citer les travaux de Aberle et Jenkins (1934), de Rubinstein (1934), de van Peteghem (1947), de Brosius et Schaffer (1933). Ces derniers trouvent un déclenchement de la spermatogenèse après traitement gonadotrope chez un individu atteint d'azoospermie post-ourlienne.

A côté de ces résultats qui attribuent à l'U. F. E. une action sur la spermatogenèse, basée sur un vague élargissement des tubes ou une augmentation du nombre des mitoses reposant sur une appréciation toute subjective, il existe toute une série de travaux qui concluent à l'absence complète d'action spermatogénétique.

Engle (1929) trouve que, non seulement l'U. F. E. ne stimule pas la spermatogenèse, mais qu'au contraire elle l'inhibe: les fortes doses auraient une action cytolysante sur les gonocytes. Moore et Price (1931), Moore (1936) nient toute action en se basant, comme test, sur l'apparition de « sperm heads » dans les tubules des animaux traités à la Prospermine (extrait d'urine d'Homme). Boeters (1931) étudie très à fond la physiologie du testicule chez des Rats de différents âges et ne trouve aucune action nette due à l'U. F. E. chez l'animal impubère comme chez l'adulte. Dans quelques cas cependant, il relève une accélération des mitoses. Par contre, les longs traitements à l'U. F. E. inhibent la spermatogenèse. Il n'a jamais vu de puberté précoce ni d'action sur la fécondité: il pense que le testicule est pratiquement indépendant de l'hypophyse.

Mêmes conclusions négatives formulées par divers auteurs: Zondek, Brezinzki et Sulman (1942) qui traitent des Rats mâles âgés de vingt jours; Smith, Engle et Tyndale (1934); Walsh, Cuyler et McCullagh (1934); Robson et Taylor (1933); Nelson (1934); Molieu, d'Amour et Gustavson (1933), Kraus (1930) qui note une destruction de l'épithélium germinal; Engle (1932); de Jongh (1930); Courrier et Gross (1934), travaillant sur la Marmotte; Collip, Seyle et Thomson (1933) qui traitent 600 Rats hypophysectomisés; Butcher (1932) et Bourg (1930), opérant également sur des Rats. Perry et McCullagh (1941) ne trouvent aucune action spermatogenétique chez l'Homme mais constatent une augmentation de l'élimination des androgènes.

Tous ces travaux sur la spermatogenèse sont donc contradictoires, non seulement en ce qui concerne l'U. F. E. mais aussi quant aux relations entre l'hypophyse et le testicule. Les divers essais de traitement des animaux hypophysectomisés avec des implantations d'hypophyse et divers extraits hormonaux donnent des résultats si variables et souvent si décevants que des auteurs comme Smith (1927) et Boeters (1931) se demandent si le testicule n'est pas complètement indépendant de l'hypophyse. Cependant il faut admettre que l'hypophysectomie entraîne une atrophie du testicule que tous les expérimentateurs ont pu constater; la pituitaire joue donc un rôle dans la régulation de l'activité du testicule mais on ne sait pas encore par quel mécanisme. La dernière théorie est basée sur les travaux de Dvoskin (1934), de Pfeiffer (1947) et de Simpson et Evans (1946) qui montrent que la testostérone seule est capable de maintenir la spermatogenèse après hypophysectomie. L'hypophyse agirait sur le testicule par l'intermédiaire de l'hormone crinogène qui stimule la production de testostérone. Cette dernière agirait, on ne sait trop par quel moyen, sur les tubes séminifères. L'hypophyse n'aurait donc aucune action directe sur la spermatogenèse.

L'action de l'U. F. E. sur le tissu interstitiel, et par lui sur les caractères sexuels secondaires, est par contre nettement démontrée par tous les auteurs qui se sont occupés de la question. L'U. F. E. à forte dose, administrée durant une période suffisamment longue, produit une forte hypertrophie des cellules interstitielles avec excrétion d'hormone mâle qui stimule les glandes accessoires, prostate et vésicule séminale: Travaux de Collip, Seyle et Thompson (1933), Czyak et Prochorov (1931), Engle (1929-1932), Gaarenstrom (1941), Korenchevsky, Dennison et Simpson (1935), Kraus (1931), Laurent (1930), Schockaert (1933), Sealey et Sondern (1940), Seyle (1940), Smith, Engle et Tyndale (1934), Tuchmann et Duplessis (1944).

Pour rendre plus comparables nos résultats avec les faits observés par Guyénot sur la femelle, nous avons utilisé des Cobayes mâles de l'élevage de la Station de zoologie expérimentale de Genève, et non des Rats. Les extraits d'U. F. E. furent préparés à partir de l'urine d'une jeune femme de 22 ans, enceinte de 3 mois, et hospitalisée pour pleurésie séro-fibrineuse. Nous avons préparé un prolan selon la technique de Guyénot et l'avons conservé sous

forme de poudre sèche remise en solution dans du sérum physiologique selon les besoins. Nous avons déterminé sa teneur en hormones gonadotropes par un titrage sur femelles impubères selon la méthode décrite par Guyénot en 1946, et avons trouvé un *seuil acmogène* (c'est-à-dire la plus petite quantité capable de provoquer un rut) à 0,5 cc. d'U. F. E. alors que le *seuil crinogène* (c'est-à-dire la plus petite quantité capable de provoquer la pseudolutéinisation thécale) correspondait à 8 cc.

L'U. F. E. chauffée a été traitée au bain-marie durant une demi-heure à 70° C. Elle n'a jamais montré d'activité crinogène et son seuil acmogène a été élevé à 200 cc.

Je tiens à exprimer ici toute ma reconnaissance au professeur Guyénot qui a inspiré et dirigé ces recherches avec une constante bienveillance.

Mes remerciements s'adressent aussi à Mlle K. Ponse, professeur, dont l'enseignement a guidé mes débuts.

Chapitre Premier

L'ACTION DES FAIBLES DOSES D'U. F. E.

Nous nous proposons donc de rechercher si, à faible dose, conformément à l'hypothèse d'après laquelle la réaction acmogène (puberté précoce) serait due à une action hypophysotrope, l'U.F.E. produit chez le mâle, comme chez la femelle, une stimulation de l'hypophyse, et si cette dernière répond par une activité hormonale visible sur le testicule. Nous avons traité des Cobayes mâles impubères de 200 à 240 g. A cet âge, les testicules sont encore dans l'abdomen et ne peuvent descendre dans le scrotum malgré une forte pression exercée sur la paroi abdominale. Ils sont petits, formés de tubes séminifères à lumière à peine ébauchée avec quelques rares cellules interstitielles. Les parois de ces tubes sont formées d'une double rangée de cellules dont les noyaux sont au repos avec, çà et là, quelques mitoses, le plus souvent au stade synapsis (fig. 1). Les vésicules séminales sont filiformes, sans sécrétion visible (fig. 3). Le pénis est également infantile, petit et mou, portant deux ébauches de crochets cornés souvent réu-

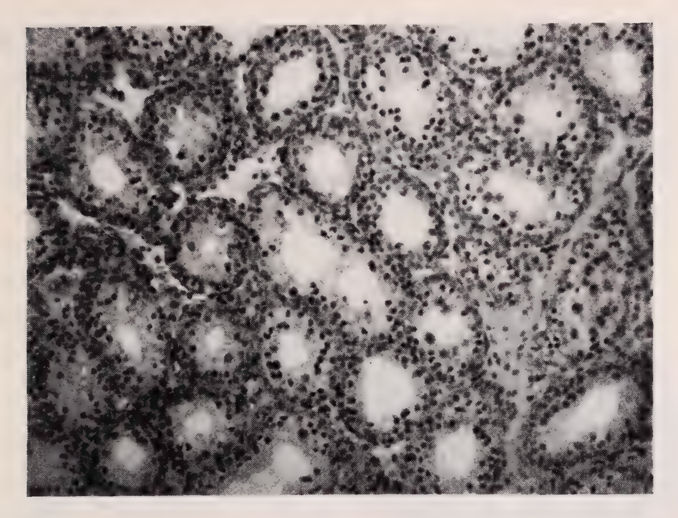


Fig. 1.
Testicule du Cobaye n° 3. Témoin (× 120).

nis en un seul appendice rosé et flexible (fig. 2).

1. La descente testiculaire.

Un traitement par une dose acmogène (0,5 à 3 cc. d'U. F. E.) donnée en quatre jours, avec autopsie le sixième jour, provoque une descente des testicules qui, du troisième au cinquième jour, passent l'anneau inguinal et descendent dans le scrotum. Ils n'y restent cependant pas et tendent à remonter dans le bassin où



Fig. 2.
Pénis du Cobaye témoin n° 3. Pas d'odontoïdes, petits crochets encore soudés.

on les sent par la palpation à l'orifice interne du canal inguinal. Cependant la moindre pression du doigt les fait regagner leur place dans les bourses.

L'U. F. E. permet donc au testicule de franchir le canal inguinal et de s'installer dans les conditions favorables à la spermatogenèse que lui offrent les loges scrotales.



Fig. 3.
Vésicule séminale du Cobaye témoin n° 4 (× 30).

Cette action est particulièrement nette et constante; elle s'est manifestée chez tous les animaux traités sans exception. Notons que, dans nos élevages, la descente testiculaire s'effectue normalement chez des Cobayes pesant en moyenne 280 à 290 g.

L'U. F. E. chauffée, c'est-à-dire le prolan, qui a perdu toute activité crinogène mais qui garde, bien qu'affaiblie, son action acmogène, exerce la même action à des doses de 200 à 300 cc.

2. La spermatogenèse.

La spermatogenèse, par contre, n'est nullement influencée par les faibles doses d'U. F. E. Le testicule, comme le montre le tableau ci-dessous, ne change pas de poids, les mitoses ne sont pas plus nombreuses que chez les animaux témoins, les stades de la spermatogenèse ne sont pas plus avancés, et jamais nous n'avons vu de spermatozoïdes ni même de spermatides (fig. 1 et 4). Voici comme exemple deux animaux de cette série, un témoin et un traité:

Le Cobaye témoin n° 3 pèse 245 g. Il est sacrifié sans avoir subi aucun traitement. Ses testicules sont encore dans l'abdomen et ne peuvent franchir le canal inguinal, la peau du scrotum est indifférenciée, le pénis est petit et porte deux crochets rosés et soudés. Il n'y a pas d'odondoïdes cornés (fig. 2). Les vésicules sémi-

nales sont filiformes, vides et représentent 45 mg. pour 100 g. de poids du corps. Leur muqueuse forme quelques larges villosités dont les sommets sont loin d'atteindre le centre de la lumière; les cellules épithéliales sont basses et ne sécrètent pas (fig. 3).

Les testicules, petits, pèsent 114 mg. Les tubes sont en partie pleins, en partie creusés d'une lumière plus ou moins large: leur paroi montre une série de petits noyaux au repos avec de temps

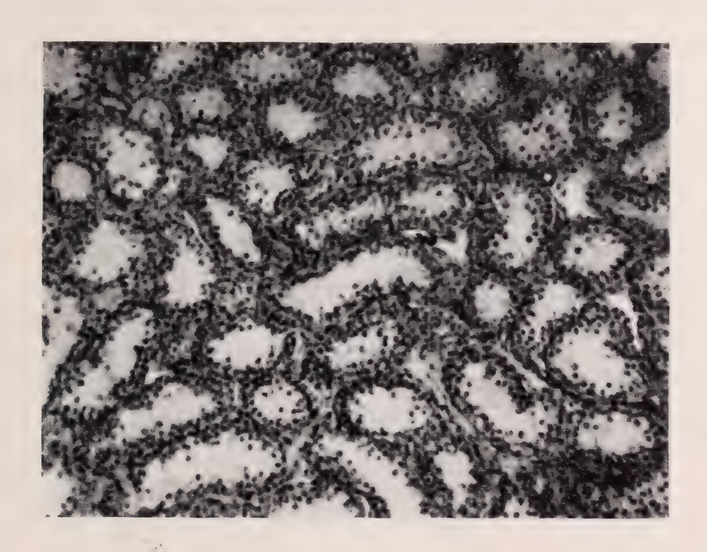


Fig. 4.
Testicule du Cobaye nº 31. Traitement à l'U. F. E.
Dose de 1 cc. en 4 jours (× 120).

à autre un noyau des cellules de Sertoli reconnaissable à sa taille et au volumineux nucléole qu'il contient. Un certain nombre de tubes ont une activité mitotique où les stades synapsis prédominent. Les cellules interstitielles sont rares et réunies par groupes de 2 ou 3, à l'intersection des tubes (fig. 1).

Le Cobaye nº 31, pesant 228 g., reçoit, en quatre jours, 1 cc. d'U. F. E. A l'autopsie, le sixième jour, son pénis est petit et tout à fait semblable à celui du mâle nº 3. Ses testicules ont franchi l'anneau inguinal le quatrième jour du traitement; ils représentent 101 mg. % du poids du corps. Les vésicules séminales sont filiformes, pèsent 45 mg. % et ne montrent aucun signe d'activité secrétoire, ni macroscopiquement ni microscopiquement. La struc-

ture des tubes séminifères et du tissu interstitiel est analogue à celle décrite chez le mâle 3 (fig. 4).

Notons aussi que le traitement ne change en rien le poids relatif du testicule et des vésicules séminales (voir le tableau ci-dessous).

Tableau 1.

Traitement à faibles et à fortes doses d'U. F. E. Son action sur le poids du testicule et de la vésicule séminale.

N°	Poids (kg.)	Dose U. F. E. (cc.)	Durée du traitement (jours)	† (jours)	Testicule (mg. %)	Ves. Sem. (mg. %)
		Animaux témoins				
3	245	—	—	—	114	45
4	186	—	—	—	83	35
5	202	—	—	—	92	41
80	192	—	—	—	113	36
	(201)				(100)	(39)
		Faibles doses				
38	200	0,3	4	6	73	30
37	195	0,4	4	6	88	40
33	250	0,5	4	6	166	53
39	200	0,5	5	7	143	40
31	228	1,0	4	6	101	46
32	230	1,0	4	6	87	40
46	250	1,8	9	14	90	18
45	250	2,0	10	14	80	28
55	230	2,0	10	12	96	48
81	215	2,8	7	9	134	56
44	255	3,0	10	12	75	20
	(227)				(103)	(38)
		Fortes doses				
62	210	12	6	8	186	74
29	255	20	4	6	104	51
30	225	40	4	6	82	51
72	185	20	5	7	173	113
64	202	25	11	12	139	189
68	195	40	10	11	246	231
79	281	40	11	13	150	135
36	202	80	4	6	96	54
43	200	200	10	12	129	95
	(218)				(195)	(109)

Des traitements prolongés (7 à 10 jours) ne donnent pas non plus de résultats quant à la spermatogenèse. Si nous tentons de les poursuivre sur une période encore plus longue, nous arrivons à l'âge de la puberté physiologique et nous ne savons plus si l'évolution des tubes est spontanée ou si elle est due au traitement.

3. Le rôle du scrotum.

Nous savons, depuis les travaux de Moore sur la température du scrotum et ceux de Bouin et Ancel sur la cryptorchidie, l'importance de la situation du testicule et son influence sur la spermatogenèse. Nous avons alors supposé que l'U. F. E., en lui permettant de franchir la porte inguinale, plaçait le testicule dans des conditions de température propres à favoriser la spermatogenèse. Or, comme les testicules ne restent pas dans les bourses, mais ont une forte tendance à remonter dans l'abdomen, nous avons tenté de les en empêcher en rétrécissant l'anneau inguinal au moyen d'un fil de lin, une fois le testicule descendu. Ce rétrécissement était réalisé de telle façon que le testicule ne puisse le franchir et que les vaisseaux du cordon spermatique ne soient pas comprimés. Tous les animaux ainsi traités ne le furent que d'un seul côté, le testicule opposé servant de témoin.

Les dix Cobayes de la série reçoivent des doses variables d'U. F. E. (0,6 à 25 cc.), sans aucune action visible sur la spermatogenèse, que ces doses aient été administrées rapidement (2 jours) ou lentement (18 jours). Le testicule fixé est tout à fait semblable au testicule libre, aussi bien quant à son poids que pour sa structure microscopique (fig. 5 et 6). Voici comme exemple le protocole d'un des animaux traités:

Le Cobaye nº 52, pesant 230 g., reçoit quatre doses de 0,25 cc. d'U. F. E. qui provoquent la descente testiculaire le quatrième jour. On fixe alors le testicule gauche dans le scrotum au moyen d'un anneau de soie qui resserre l'orifice du canal inguinal. On continue ensuite le traitement, soit 4 cc. d'U. F. E. en sept jours avec autopsie le huitième jour.

Le testicule fixé est bien placé dans le scrotum et pèse 111 mg. alors que le testicule libre, qui est descendu dans le scrotum puis remonté dans l'abdomen, pèse 110 mg. La structure histologique des deux glandes, comme le montrent les figures 5 et 6, est tout à fait

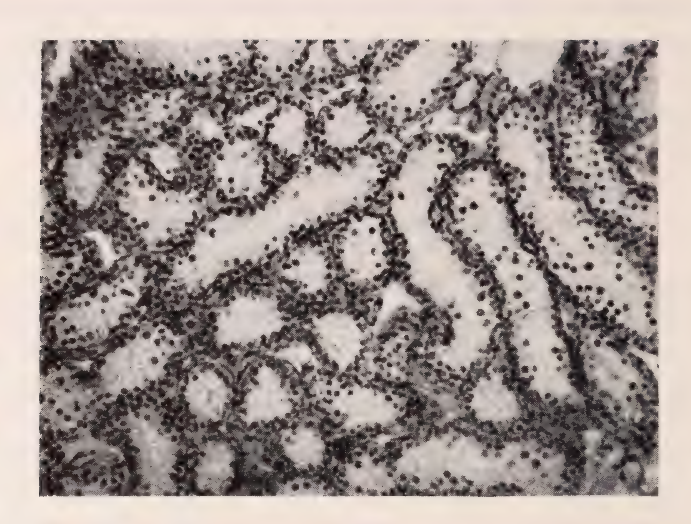


FIG. 5.
Testicule du Cobaye n° 52, fixé dans le scrotum. Traitement à l'U. F. E. faible dose (× 120).

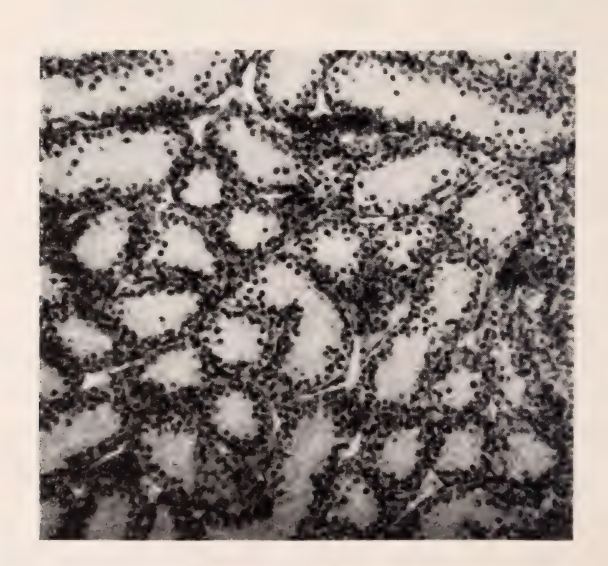


FIG. 6.
Testicule du Cobaye n° 52 laissé libre au cours du traitement à l'U. F. E. (× 120).

semblable: des tubes sans lumière, avec des noyaux au repos sans hypertrophie interstitielle notable. Tout au plus quelques îlots semblent un peu agrandis, ce qui n'est pas pour étonner vu la dose de 5 cc. administrée.

4. Le rôle de l'hormone somatotrope.

Snell (1929) puis Smith et McDowell (1930) ont étudié un nanisme hypophysaire par absence de cellules éosinophiles chez une

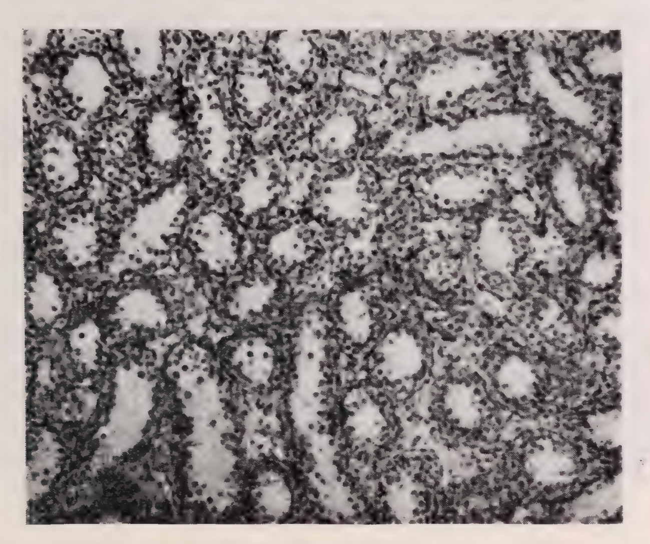


Fig. 7.
Testicule du Cobaye nº 82. Traitement à l'Antuitrin-G, 56 U. R. (× 120).

race de Souris. Ces Souris ont également un retard de développement sexuel, retard qu'il est aisé de combler par l'administration d'extraits d'hypophyses ou par l'hormone somatotrope. Nous nous sommes demandé si l'hormone somatotrope ne jouait pas un rôle dans le déclenchement de la spermatogenèse, soit en agissant directement sur le testicule, soit en créant un milieu indispensable à son fonctionnement.

Nous avons essayé de traiter des Cobayes mâles impubères par de l'hormone somatotrope associée à l'U. F. E. Nous utilisâmes l'extrait de Parkes and Davis, l'Antuitrin-G., préparation hypophysaire contenant des traces de gonadotropes et de thyreotrope.

Sept Cobayes de 155 à 255 g. reçurent des doses de 8 à 56 unités rat d'Antuitrin, alors que cinq autres recevaient 20 unités associées avec 2 à 40 cc. d'U. F. E.

Les testicules des animaux traités par l'hormone somatotrope seule, comme ceux des animaux traités par l'Antuitrin et l'U.F.E.

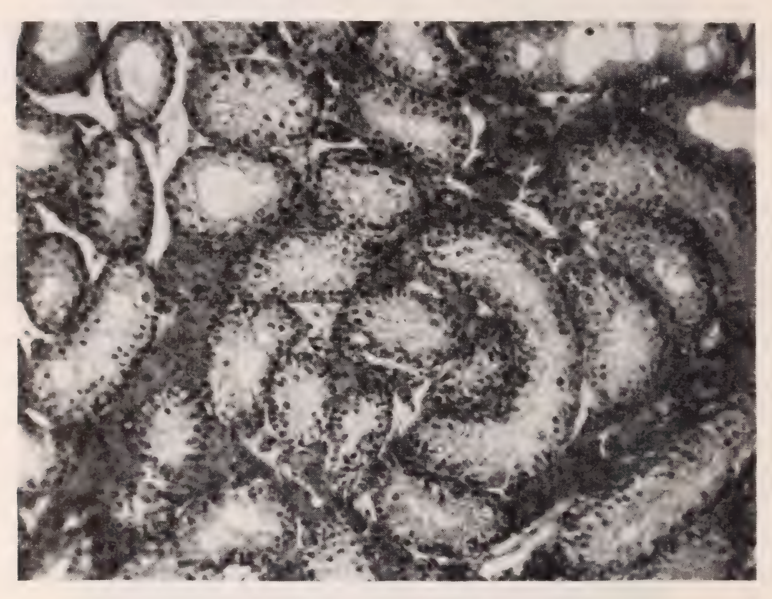


Fig. 8.
Testicule du Cobaye nº 68. Traitement à l'Antuitrin-G associée à l'U. F. E. (× 145).

descendirent dans le scrotum. Dans aucun cas cependant, il n'y eut une action manifeste sur la lignée germinale, les tubes, les mitoses, ou l'apparition de spermatozoïdes.

Quant à la descente testiculaire, il est difficile de dire s'il faut l'attribuer à l'hormone somatotrope ou aux traces d'U. F. E. qu'elle contient et qui auraient suffi pour la déclencher. De même, l'hypertrophie du tissu interstitiel et l'activation des vésicules séminales constatées chez les animaux qui reçurent de fortes doses de prolan doivent être attribuées à l'U. F. E. Voici deux exemples de cette série:

Le Cobaye nº 82, pesant 177 g., reçoit en 7 jours 56 U. R. d'Antuitrin-G. Il est sacrifié le neuvième jour. Son pénis est infan-

tile, avec deux crochets sans odontoïdes; les testicules, dans l'abdomen au début du traitement, sont descendus le troisième jour; les vésicules séminales sont petites et n'ont pas de sécrétion; elles pèsent 34 mg.% tandis que les testicules pèsent 154 mg.%. Les tubes séminifères sont petits, sans lumière, avec une couronne de noyaux au repos à la périphérie et quelques mitoses au stade

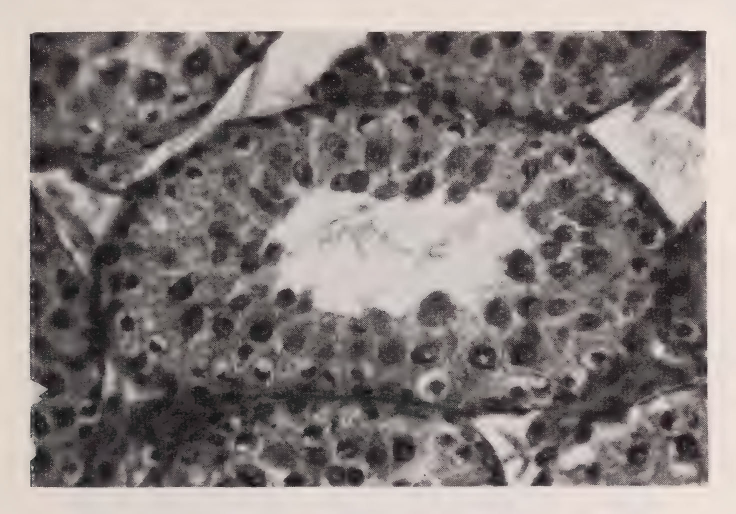


Fig. 9.
Tube séminifère du testicule du Cobaye n° 68. Lumière bien formée, peu de mitoses, gonocytes en cytolyse (× 390).

pachytène ou synapsis. Pas trace de spermatides ou de spermatozoïdes (fig. 7 et 9).

Le Cobaye n° 68, pesant 192 g., reçoit, en dix jours, 20 U. R. d'Antuitrin-G et 40 cc. d'U. F. E. Ses testicules franchissent le canal inguinal au début du traitement. L'autopsie, le douzième jour, montre un pénis dévaginable avec deux crochets de 1,5 mm. de long, bien séparés et cornés. Il porte sur le gland de nombreux odontoïdes cornés. Les testicules, sont gros, pèsent 246 mg.% et les vésicules séminales, volumineuses et remplies de sécrétion, pèsent 231 mg.

Les coupes des testicules montrent des tubes avec une lumière qui apparaît dans quelques-uns d'entre eux, de nombreuses cellules en synapsis mais pas de spermatides ni de spermatozoïdes (fig. 8). Par contre, les cellules interstitielles sont nombreuses et forment

de belles plages éosinophiles entre les tubes comme le montre la figure 8. Les 40 cc. d'U. F. E. administrés ont donc agi sur le tissu interstitiel comme il est de règle, mais la fonction spermatogenétique n'a nullement été influencée par le traitement.

Ce n'est donc pas l'hormone somatotrope qui est le facteur déclenchant la spermatogenèse du Cobaye, qui semble curieusement indépendante de l'hypophyse. Nous avons cependant cherché

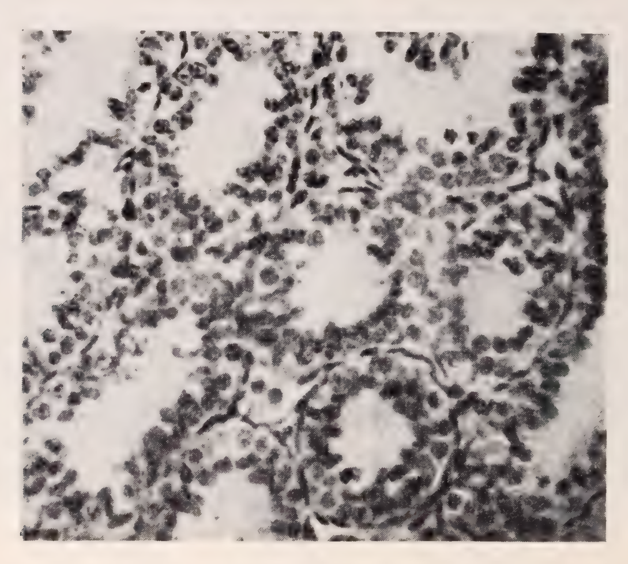


Fig. 10.
Tubes séminifères du Cobaye n° 48. Implantation d'hypophyse de mouton. Repos complet de la lignée germinale ($\times$ 295).

à l'influencer au moyen des hormones hypophysaires elles-mêmes et non plus par des extraits préparés à partir du sang ou de l'urine. Pour cela, nous avons implanté de 300 à 900 mg. d'hypophyses de Mouton fraîches à des Cobayes impubères de 150 à 270 gr.

Comme pour les animaux traités à l'U. F. E. nous avons obtenu une descente testiculaire, mais nous n'avons trouvé aucune action sur les tubes séminifères, qui ne diffèrent absolument pas de ceux des animaux témoins. Dans un seul cas, on notait une légère hypertrophie interstitielle sans action sur les glandes accessoires et les caractères sexuels secondaires (fig. 10).

Comme conclusions de ce chapitre, nous admettons que l'U. F. E., administrée à faible dose au Cobaye mâle impubère, n'a aucune action sur la spermatogenèse, ni dans un sens excitateur, ni dans un sens inhibiteur. Quant au problème des relations du testicule avec l'hypophyse et de la régulation hormonale de la spermatogenèse, il nous entraînerait trop loin et sortirait du cadre de cette étude. Il fera, nous l'espérons, l'objet de travaux ultérieurs.

Chapitre II

L'ACTION DES FORTES DOSES D'U. F. E.

Les extraits d'U. F. E. produisent à forte dose, sur les ovaires des femelles de Cobaye, l'action que Guyénot a appelée crinogène. Chez les femelles adultes, l'urine provoque la transformation en corps jaunes des follicules mûrs: c'est la *lutéinisation* vraie; elle agit, en outre, sur tous les autres follicules, sauf ceux qui sont très jeunes, déterminant ainsi la *pseudolutéinisation.* Cette dernière seule s'observe chez les femelles immatures.

Voici en quoi consiste cette pseudolutéinisation. Les follicules non mûrs, mais proches de la maturité, présentent à la fois une hypertrophie de la granuleuse et de la thèque interne et se transforment ainsi en corps jaunes incomplets (pseudo-corps jaunes ou méroxanthosomes). Les follicules plus éloignés de la maturité subissent tous l'atrésie de la granuleuse, la dégénérescence de l'ovocyte et une hypertrophie considérable des éléments de la thèque interne qui finit par effacer la cavité folliculaire. Cette transformation des follicules en faux corps jaunes est la réaction la plus caractéristique de l'activité crinogène. L'ovaire est rendu temporairement stérile. L'effet crinogène annihile complètement l'effet acmogène et supprime pour un temps les cycles œstriens.

Chez le Cobaye mâle impubère, un traitement à forte dose (10 à 40 ccc.) exerce les actions suivantes.

1. Comme avec la faible dose, il provoque une descente testiculaire. Cette action de la faible dose, contrairement à ce qui se passe chez la femelle, n'est pas inhibée.

2. Il hypertrophie les cellules interstitielles qui se groupent en larges plages éosinophiles entre les tubes (fig. 11). Cette hypertrophie s'obtient en 6 jours (4 jours de traitement et autopsie le sixième jour) comme la pseudolutéinisation de l'ovaire; mais il n'y a pas de répercussion sur les caractères sexuels secondaires.

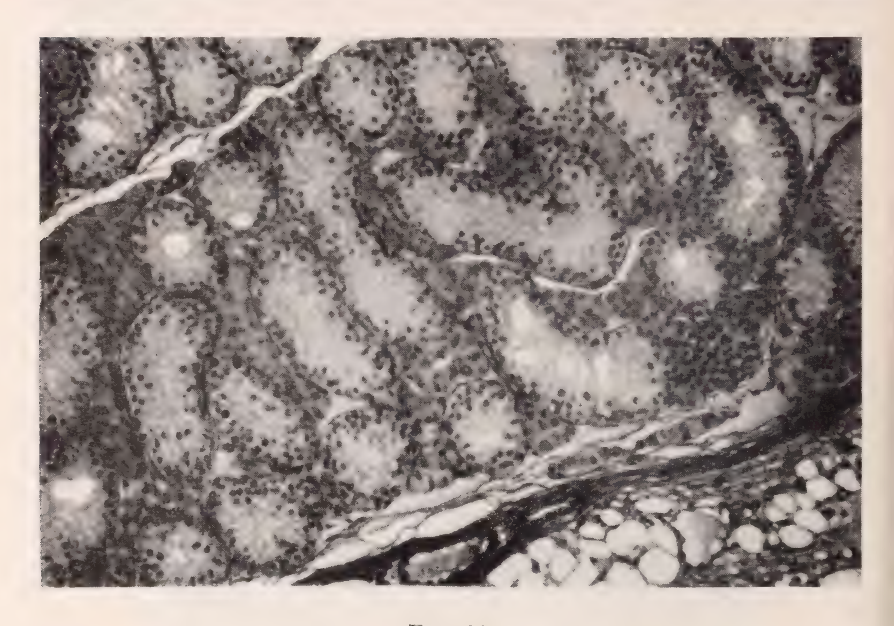


Fig. 11.
Testicule du Cobaye n° 30. Traitement à l'U. F. E. Forte dose (40 cc.). Grosse hypertrophie interstitielle (× 145).

Il faut attendre 8 à 12 jours pour voir apparaître des modifications des récepteurs périphériques.

3. L'action sur les caractères sexuels secondaires consiste en un accroissement du pénis, en particulier des crochets, qui s'allongent, et des odontoïdes cornés qui apparaissent. La vésicule séminale de son côté grandit en longueur et en largeur, se remplit de sécrétion, élève la hauteur des cellules de son épithélium et surtout allonge les franges de la muqueuse qui viennent se réunir sur la ligne médiane. (Comparer la figure 12 et celle de la vésicule séminale du Cobaye n° 3, fig. 3).

Ces modifications sont cependant très légères par rapport à celles que l'on peut obtenir chez le Rat, qui réagit beaucoup mieux

et plus rapidement aux traitements hormonaux visant l'appareil mâle.

4. La spermatogenèse, par contre, n'est pas plus influencée avec les fortes doses qu'elle ne l'était avec les faibles. Il semble même qu'elle soit inhibée, ou tout au moins ralentie, comme si

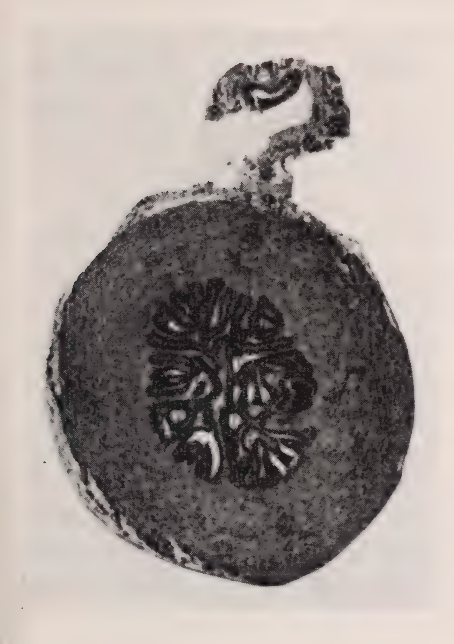


Fig. 12.
Vésicule séminale du Cobaye mâle n° 53. Traitement à l'U. F. E. à forte dose (10 cc.) et prolongé (× 30).



Fig. 13.
Pénis du Cobaye n° 53. Présence d'odontoïdes cornés et de deux beaux crochets.

l'U. F. E. contenait un toxique quelconque agissant sur les mitoses. Il est cependant difficile de dire si cette action est due à l'hormone crinogène elle-même, ou à d'autres corps contenus dans l'urine et extraits en même temps qu'elle.

Voici quelques exemples:

Le Cobaye n° 30, pesant 225 g., reçoit 40 cc. d'U. F. E. en 4 jours avec autopsie le sixième jour. Ses testicules, dans l'abdomen au début du traitement, descendent dans le scrotum le quatrième jour. Son pénis est infantile et porte deux crochets blanchâtres

soudés sur la ligne médiane. Pas d'odontoïdes. Les vésicules séminales sont petites et pèsent 51 mg.

Les coupes histologiques montrent une hypertrophie interstitielle importante sous forme d'îlots de 3 à 4 cellules ou plus, à protoplasme éosinophile et à gros noyaux arrondis. Quant aux tubes, ils sont au repos complet, sans lumière, et montrent des noyaux groupés en double couronne à la périphérie, quelques rares mitoses, et de nombreux noyaux en caryolyse (fig. 11).

Le Cobaye n° 53, pesant 225 gr., reçoit 10 cc. d'U. F. E. en dix jours avec autopsie le douzième jour. Ses testicules descendent dans les bourses, son pénis est dévaginable et porte deux crochets cornés de 1,7 et 1,8 mm. avec quelques odontoïdes cornés (fig.13). Les vésicules séminales sont grosses, gonflées par la sécrétion et pèsent 141 mg.% (fig. 12). Les cellules interstitielles du testicule sont hypertrophiées, alors que les tubes sont au repos complet. Notons, à titre de comparaison, que l'animal n° 3, dont le testicule est représenté sur la figure 1, possède des tubes séminifères beaucoup plus actifs que ceux de nos animaux traités. Il semble donc que si les fortes doses d'U. F. E. agissent bien sur le tissu interstitiel elles ont une action plutôt déprimante sur la spermatogenèse dont elles retardent la mise en train.

Cette étude de l'action des faibles doses et des fortes doses de prolan d'U. F. E. chez le Cobaye mâle nous montre qu'il existe chez lui, comme chez la femelle, une double action liée à l'ordre de grandeur de la dose employée.

La première, obtenue avec la quantité qui déclenche un rut chez la femelle impubère, provoque la descente testiculaire. Elle s'obtient avec les mêmes doses et dans les mêmes délais que l'ouverture vaginale; elle représente, pensons-nous, l'*action acmogène de l'U. F. E. sur le mâle.*

La seconde, obtenue avec de fortes doses, consiste dans l'hypertrophie du tissu interstitiel avec action secondaire sur les caractères sexuels secondaires. Elle s'obtient avec les doses qui entraînent chez la femelle une pseudolutéinisation et représente donc *les résultats de l'activité crinogène de l'U. F. E.*

CHAPITRE III

LES ACTIONS ACMOGÈNE ET CRINOGÈNE CHEZ LE COBAYE MALE

Pour mieux mettre en évidence le parallélisme des actions acmogène et crinogène dans les deux sexes, nous avons étudié les réactions de deux organes femelles greffés sur mâle: l'ovaire et le vagin.

1. LA GREFFE D'OVAIRE

GUYÉNOT, BÄRTSCHI et PONSE (1932); BÄRTSCHI et PONSE (1934) ont étudié la greffe d'ovaire sur le Cobaye mâle adulte. Ils ont montré que le greffon reprenait beaucoup mieux après castration totale et que le lieu d'élection de la greffe était le rein, tant par son excellente vascularisation que par son abord facile.

La technique opératoire que nous avons employée est très simple. Sous anesthésie à l'éther, on pratique une petite incision transversale sous la douzième côte; on ouvre la paroi musculaire, refoule le péritoine en avant au moyen d'un petit tampon et l'on découvre la face convexe du rein. On incise très légèrement la capsule à l'endroit où l'on veut placer l'ovaire et, au moyen d'une pince d'horloger très fine, on introduit dans le cortex rénal un ovaire dont les deux faces ont été préalablement avivées. Il faut prendre garde de ne pas trop enfoncer la greffe et la laisser au contraire près de la surface, en lui donnant ainsi plus de liberté pour augmenter ou diminuer son volume selon l'état des follicules qu'elle contient. On peut placer de la même façon un fragment de vagin à côté de l'ovaire. Les deux greffons ont toujours été prélevés avec les plus grandes précautions d'asepsie chez une sœur de l'animal greffé. Deux ou trois points de catgut suffisent pour refermer la paroi musculaire et deux ou trois lins ferment la plaie cutanée. L'animal est ensuite retourné et couché sur le dos. Par une petite incision sus-pubienne, on enlève les deux testicules. Ainsi pratiquée, l'opération ne dure guère plus de 15 minutes et est très bien supportée par des animaux très jeunes (140-160 gr.). Nous ne perdîmes qu'un seul cas par implantation trop profonde de l'ovaire et hémorragie due à une blessure de la veine rénale par la pince.

Les suites opératoires sont simples, les jeunes Cobayes cicatrisant très rapidement; au bout de quinze jours, temps nécessaire pour la vascularisation de la greffe, on peut commencer les traitements hormonaux.

2. L'action acmogène

a) *Animaux témoins.*

L'ovaire d'une femelle impubère, greffé dans le rein d'un mâle ou d'une femelle également impubère et ne subissant aucun traite-

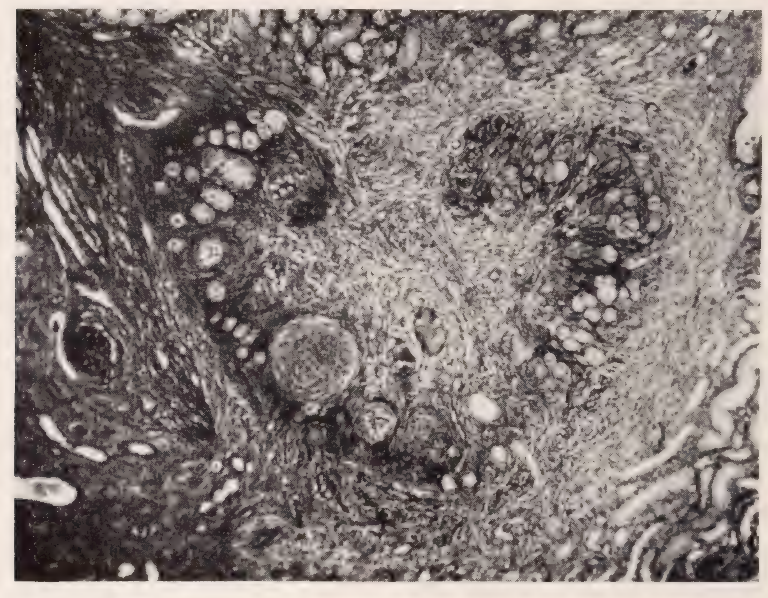


Fig. 14.
Cobaye témoin n° 111. Greffe d'ovaire dans le rein (× 75).

ment, reste infantile (fig.14). On n'y observe aucune évolution de follicules; il est composé surtout de follicules primordiaux ou primaires noyés dans un abondant tissu conjonctif. Le plus souvent, d'ailleurs, la reprise, par manque de stimulation hormonale, se fait mal et l'on ne retrouve plus à l'autopsie qu'une petite cicatrice fibreuse.

La figure 14 montre l'état de l'ovaire de la femelle témoin n° 111. On transposa simplement son ovaire gauche dans son rein

gauche où il resta quinze jours. A l'autopsie, il ne montrait aucune activité et ne comportait ni follicules tertiaires, ni follicules secondaires. Le vagin était fermé, l'utérus infantile.

Le mâle n° 141, qui eut durant vingt-cinq jours l'ovaire de sa sœur dans le rein, montrait des images semblables.

Par contre, l'ovaire greffé dans le rein de la femelle est parfaitement capable de réagir au traitement acmogène, exactement comme

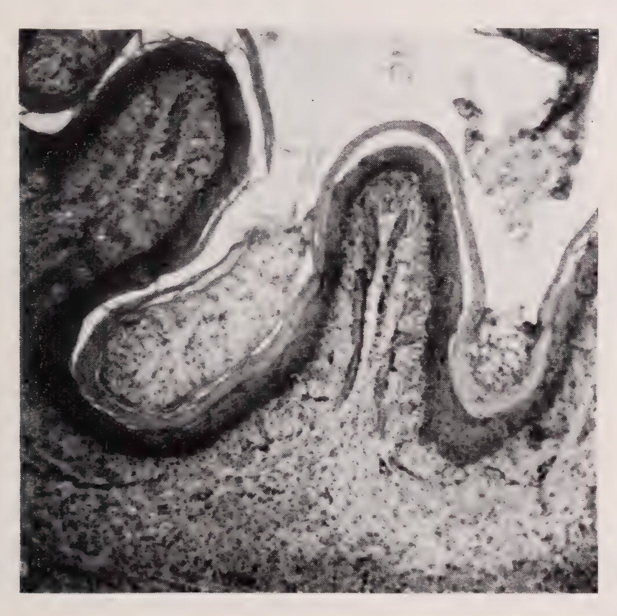


Fig. 15.
Cobaye n° 129. Greffe d'ovaire dans le rein et traitement acmogène. Vagin en desquamation cornée (× 17).

l'ovaire en place, et de déclencher le rut avec toutes ses manifestations, comme le montre l'histoire du Cobaye suivant :

La femelle n° 129, pesant 135 gr., reçoit le 7 février un ovaire dans le rein gauche (autogreffe) et est ovariectomisée à droite. Du 28 février au 7 mars, on lui donne une dose totale de 2 cc. d'U. F. E. Elle ouvre son vagin le 6 mars et est sacrifiée le 9. Elle présente tous les caractères macroscopiques et microscopiques du rut ; son vagin est ouvert, ses cornes utérines sont grosses et rouges ; les coupes montrent une belle desquamation cornée du vagin, un œdème du chorion utérin avec prolifération des glandes et éléva-

tion des cellules épithéliales. L'ovaire greffé montre un gros follicule tertiaire mûr, à granuleuse épithélialisée et contenant encore son ovocyte. Il a donc fort bien répondu à la stimulation hypophysaire déclenchée par l'hormone hypophysotrope de l'U. F. E. (fig. 15 à 17).

Un ovaire placé dans le rein d'un mâle va-t-il également pou-



Fig. 16.
Cobaye n° 129. Corne utérine (× 26).

voir répondre au traitement acmogène ? Deux conditions sont nécessaires :

La première est que l'hypophyse du mâle, convenablement stimulée par l'hormone hypophysotrope, secrète et excrète une quantité suffisante de l'hormone nécessaire à la maturation du follicule.

La seconde est que cette hormone auxogène puisse agir sur l'ovaire situé en milieu « mâle » et ne soit pas détruite en route.

Enfin, une dernière condition, corollaire de la seconde, est que l'ovaire fabrique et déverse de la folliculine, qui pourra agir sur le vagin greffé.

L'étude de l'action du sérum de femelles traitées par l'U. F. E. va répondre à la seconde condition, alors que l'action du traite-

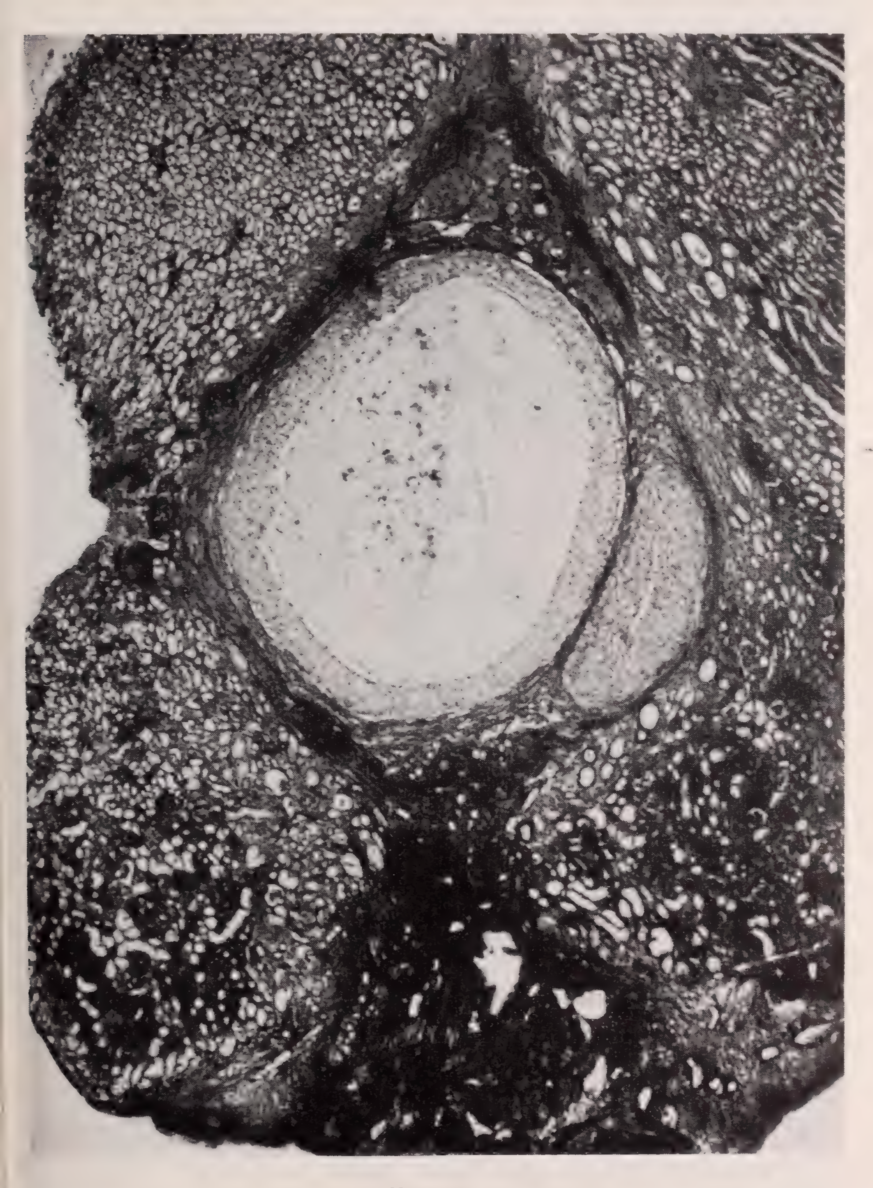


Fig. 17.

Cobaye n° 129. Greffe d'ovaire dans le rein. Gros follicule tertiaire mûr avec granuleuse épithélialisée (× 40).

ment acmogène sur mâle porteur de greffe répondra à la première.

b) *L'action du sérum de femelle traitée à l'U. F. E.*

Lorsque nous traitons des femelles de Cobaye impubères par de faibles doses d'U. F. E., nous leur donnons une certaine quantité d'hormone hypophysotrope. Cette hormone stimule leur hypophyse qui répond par la production d'hormone auxogène qu'elle déverse dans le sang. Nous allons donc prélever le sérum de ces femelles et l'injecter à des mâles porteurs de greffes ovariennes. Ce sérum, contenant l'hormone auxogène fabriquée par l'hypophyse de la femelle, devra agir sur l'ovaire, à moins que l'organisme mâle n'inhibe d'une façon ou d'une autre cette action.

Nous avons donc traité des femelles de 190 à 200 gr. avec des doses de 0,6 à 0,8 cc. d'U. F. E. en trois jours. Le quatrième jour, avant l'ouverture vaginale, on préleva le sang par ponction cardiaque. Ce sang, après coagulation, fut centrifugé et le sérum injecté à des Cobayes mâles impubères porteurs d'une greffe ovarienne. Ces animaux réagirent fort bien à ce traitement sérologique et leur ovaire montra la maturation d'un follicule tertiaire tout comme celui qui se trouve dans le rein d'une femelle.

Le Cobaye nº 103 (fig. 18), par exemple, reçut 6 cc. de sérum en quatre jours et fut sacrifié le sixième jour. Son ovaire est presque uniquement représenté par un gros follicule tertiaire contenant encore son ovocyte; un providentiel fragment de trompe placé juste à côté montre un épithélium élevé, en phase sécrétoire tel qu'on l'observe chez la femelle en rut. Par contre, un testicule laissé en place n'a absolument pas réagi au traitement, ni au niveau des tubes, ni à celui des cellules interstitielles.

L'ovaire greffé sur mâle est donc parfaitement capable de répondre à l'hormone auxogène. Il en est donc un bon témoin et si l'hypophyse du mâle en excrète sous l'influence du traitement acmogène, nous trouverons une nette réaction de l'ovaire. C'est ce que va nous montrer directement l'expérience suivante:

c) *Le traitement acmogène des mâles porteurs de greffe ovarienne.*

Des Cobayes mâles impubères, castrés et porteurs d'une greffe ovarienne dans le rein, reçurent des doses de 0,8 à 2 cc. d'U. F. E. (doses acmogènes). Leur ovaire réagit absolument de la même façon

qu'un ovaire en place chez une femelle, c'est-à-dire par la maturation d'un follicule. Ce follicule sécrèta de la folliculine qui déclencha les modifications œstrales de la muqueuse vaginale greffée à côté de l'ovaire. Voici l'observation particulièrement démonstrative d'un des animaux traités :

Le Cobaye nº 131 reçoit, après castration par voie ventrale, un ovaire et un fragment de vagin de sa sœur dans le rein gauche.

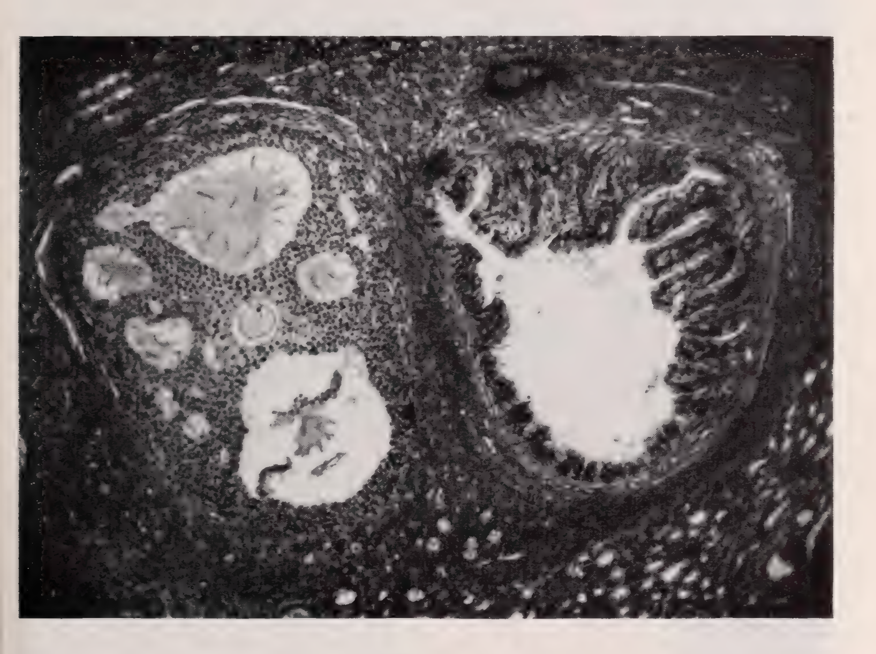


Fig. 18.

Cobaye nº 103. Traitement au sérum auxogène. Greffe d'ovaire montrant un gros follicule voisinant avec un fragment de trompe (× 17).

Quinze jours plus tard on instaure un traitement d'U. F. E. à la dose de 2 cc. administrée en quatre jours, avec autopsie le sixième jour.

La greffe est facilement retrouvée, elle se présente sous la forme d'une masse jaunâtre faisant hernie à la surface du rein et adhérant à la cicatrice de la paroi musculaire. A l'ouverture de cette masse, on trouve qu'il s'agit en réalité d'une sorte de petit sac contenant un liquide épais et trouble ; la greffe se trouve dans le cortex rénal au fond de cette poche. Le pénis et les vésicules séminales sont



Fig. 19.
Cobaye n° 131. Traitement acmogène. Greffe de l'ovaire dans le rein avec un follicule mûr (× 42).

infantiles. Les coupes microscopiques de la greffe nous montrent que l'ovaire forme un petit nodule noyé dans le parenchyme rénal et composé de follicules à divers stades de leur évolution, d'un abondant tissu interstitiel avec une forte infiltration lymphocytaire, et d'une coque fibreuse le séparant du tissu rénal voisin. A l'un des pôles se trouve un gros follicule tertiaire (fig. 19) contenant son

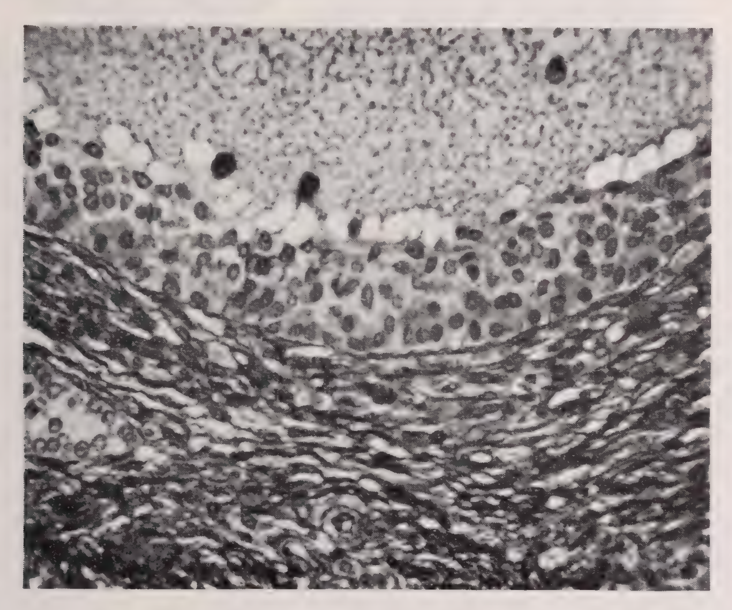


Fig. 20.
Cobaye n° 131. Granuleuse épithéloïde du follicule mûr de la greffe ovarienne (× 190).

ovocyte et dont la granuleuse épithélialisée présente des cellules riches en protoplasme éosinophile.

Cette « épithélialisation » de la granuleuse est considérée par Guyénot comme un des bons critères de la maturation du follicule. Elle n'est cependant pas due à l'hormone crinogène et ne doit pas être considérée comme le début de la lutéinisation. La figure 20 montre bien l'aspect qu'ont alors les cellules de la granuleuse.

Le *fragment de vagin* placé à côté de l'ovaire a également bien repris. Il forme une sorte de tube implanté dans le rein et qui s'ouvre dans la poche découverte à l'autopsie. Ses parois sont formées par les couches ordinaires que l'on trouve dans le vagin *in situ*, soit

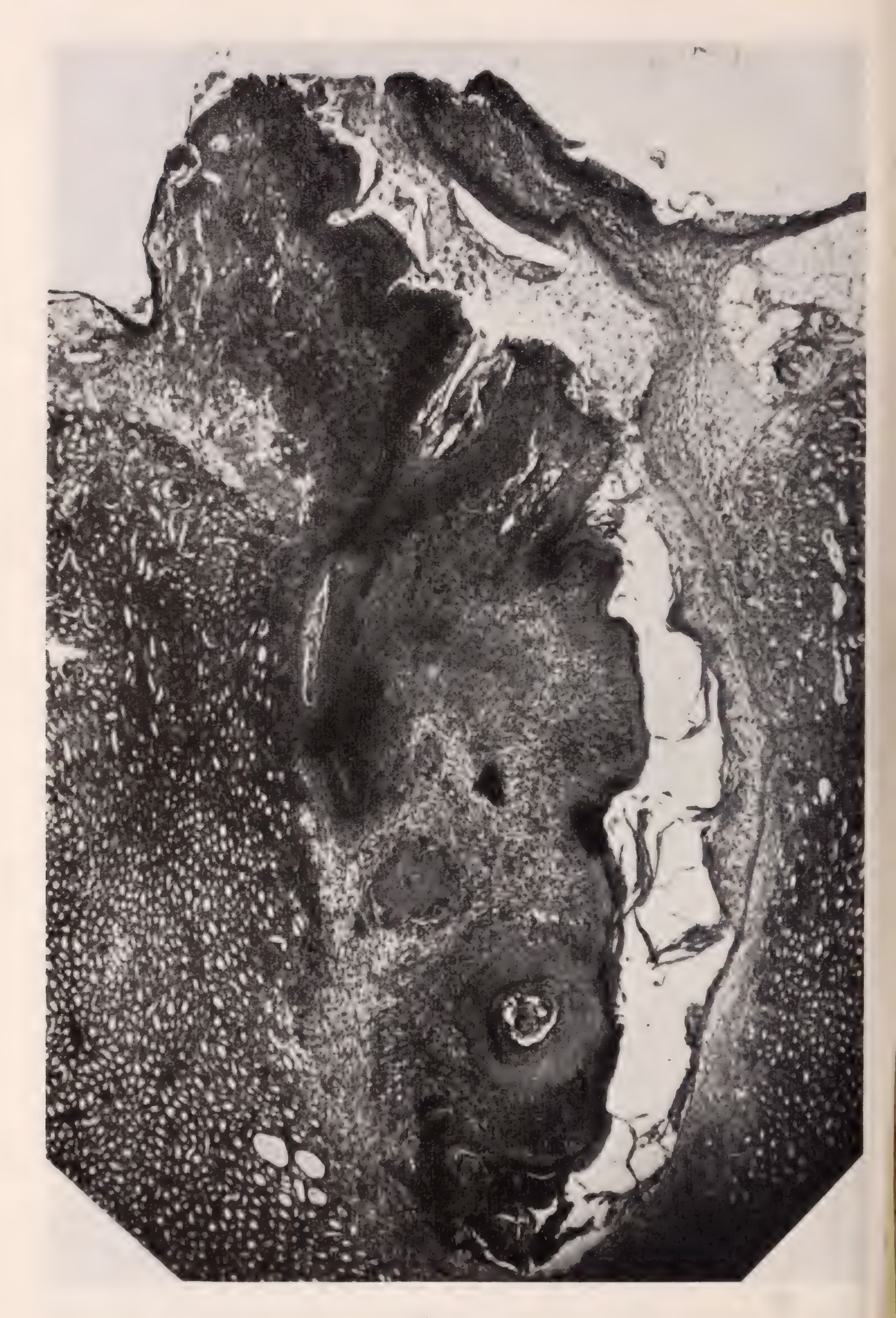


Fig. 21.

Cobaye nº 131. Greffe du vagin dans le rein. « Ouverture vaginale » avec desquamation cornée de l'épithélium dont les débris remplissent la lumière du tube vaginal (× 36).

un épithélium, une sous-muqueuse, et de la musculature lisse dont les faisceaux sont passablement remaniés. Il est enfin réuni à l'ovaire par un tissu conjonctif lâche. L'épithélium a subi les transformations habituelles de l'œstre et se trouve au stade de desquamation cornée. La lumière du tube est remplie de cellules muqueuses desquamées et de lames de cellules cornées. Le tube s'ouvrant à la surface du rein déverse ces débris dans le péritoine

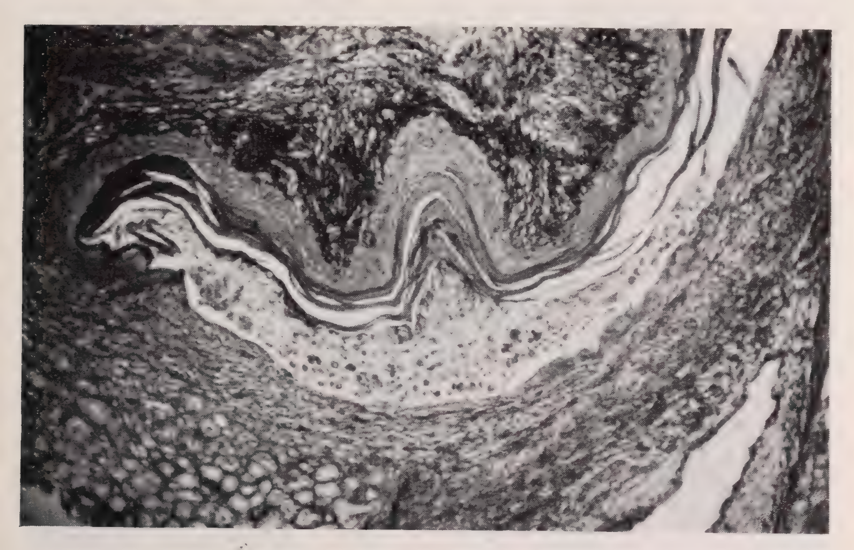


FIG. 22.
Cobaye n° 131. Vagin greffé en oestre (× 78).

et ce sont eux qui, entourés d'une paroi conjonctive, ont formé ce petit sac herniaire à la surface du rein. Nous avons obtenu une véritable ouverture vaginale chez le Cobaye mâle, tout à fait analogue à celle que l'on peut constater sur un vagin en place dans le bassin d'une femelle (fig. 21 et 22).

L'hypophyse du Cobaye mâle est donc parfaitement capable de répondre à la stimulation hypophysotrope de l'U. F. E. et de fabriquer de l'hormone auxogène agissant sur un ovaire greffé. Cette hormone auxogène, si elle agit bien sur l'ovaire, n'a aucune action sur la spermatogenèse; c'est à elle, par contre, que nous attribuons la descente testiculaire.

En effet, avec les mêmes doses, et dans le même temps que le follicule tertiaire arrive à maturité dans l'ovaire, le testicule descend

dans le scrotum. Ceci ressort de la simple comparaison des animaux impubères traités par une dose acmogène et de ceux qui ont subi le même traitement en ayant un ovaire dans le rein.

D'autre part, nous avons obtenu les deux actions simultanément chez un animal castré d'un seul côté et greffé. Le Cobaye mâle nº 108, pesant 190 gr., reçoit 1,2 cc. d'U. F. E. en cinq jours après castration unilatérale et greffe d'ovaire dans le rein. Le testicule descend le cinquième jour dans le scrotum et à l'autopsie, le

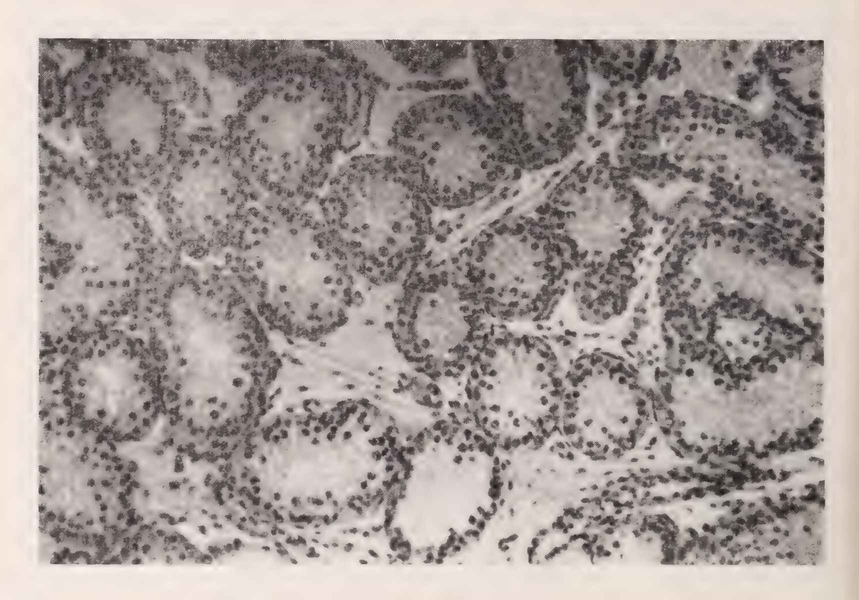


Fig. 23.
Cobaye nº 108. Testicule (× 140).

septième jour, l'ovaire montre un beau follicule tertiaire mûr. Le testicule est complètement au repos, ses tubes n'ont pas encore de lumière et leur paroi est formée de cellules à noyaux au repos avec quelques mitoses qui ne dépassent pas les stades synapsis ou pachytène (fig. 23).

Nous pouvons donc établir un parallèle complet entre l'activité hypophysotrope et la réponse de l'hypophyse chez le Cobaye mâle et le Cobaye femelle. L'hypophyse déclenche chez le premier une descente testiculaire et chez la seconde la maturation d'un ou deux follicules. Notons aussi que l'hormone auxogène est certainement sécrétée par l'hypophyse du mâle, mais qu'elle ne semble avoir

aucune action sur la lignée spermatogénétique, se contentant d'envoyer le testicule dans sa loge où il trouvera, si l'on en croit la théorie classique, les conditions favorables à la spermatogenèse.

3. L'action crinogène

Nous savons que chez le mâle comme chez la famelle, l'U. F. E. à forte dose exerce une action crinogène décelable par l'examen du tissu interstitiel. Les extraits hypophysaires également exercent cette action stimulante sur le tissu interstitiel; Evans même isola un principe spécifique: l'« Intersticel cells stimulating hormone ou I. C. S. H. ». D'autre part, l'hypophysectomie entraîne une forte régression de ce même tissu. Il semble donc que la cellule interstitielle ait besoin pour régler son activité hormonale d'une certaine quantité d'hormone crinogène qui lui est fournie par l'hypophyse.

Or, les expériences de greffe d'ovaires de Lipschutz, de Bärtschi et Ponse (1934) ont montré que jamais un ovaire placé dans le rein d'un Cobaye mâle adulte ne se lutéinisait. Il se remplit d'énormes follicules quasi kystiques, hypermatures, rappelant ainsi les ovaires des animaux traités par l'urine de femme ovariectomisée, qui ne contient que l'hormone auxogène sans crinogène. D'où ce curieux paradoxe: l'hypophyse du mâle doit certainement donner naissance à de l'hormone crinogène indispensable au tissu interstitiel du testicule, mais cette hormone est incapable de transformer un follicule mûr en corps jaune. Il faut pour en obtenir apporter de l'hormone crinogène sous forme d'U. F. E. ou d'extraits hypophysaires.

Nos animaux adultes témoins ont pleinement confirmé les résultats de Bärtschi et Ponse montrant les mêmes images que leurs animaux: des follicules mûrs mais non lutéinisés (fig. 24). Nous avons alors tenté d'implanter des hypophyses de Cobayes mâles à des animaux porteurs d'un ovaire, en pensant qu'il s'agissait peut-être d'une question de quantité d'hormone, et de même des hypophyses de femelles de Cobaye, en pensant qu'il pouvait s'agir d'une question de qualité.

a) *Les implantations d'hypophyse.*

Nous avons implanté, à des Cobayes mâles adultes greffés et castrés (400 à 500 gr.), de 12 à 25 hypophyses de leurs congénères mâles ou femelles. Ces hypophyses étaient prélevées aseptiquement,

puis placées dans l'aiguille d'un petit trocard à ponction sternale. Une fois l'aiguille introduite sous la peau, on chassait les hypophyses au moyen d'un mandrin.

Dans aucun cas, nous n'avons obtenu de lutéinisation; au contraire, les ovaires contenaient de gros follicules mûrs et parfois des follicules hémorragiques (fig. 24). Voici un exemple.

Le Cobaye mâle nº 126, pesant 410 gr., reçoit, après castration

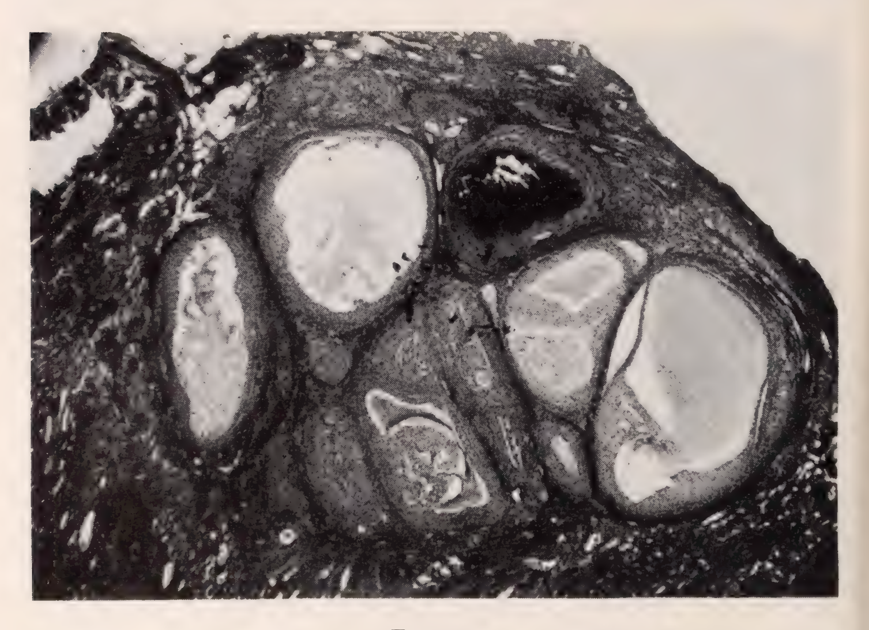


Fig. 24.
Cobaye nº 126. Implantation d'hypophyses de Cobayes mâles. Greffe d'ovaire dans le rein (× 27).

totale, l'ovaire de sa sœur dans le rein gauche. Dix-huit jours après ses mamelons ont augmenté de longueur et de largeur et laissent suinter un peu de liquide, signe que la greffe de l'ovaire a bien repris. Nous commençons un traitement d'implantations d'hypophyses de mâles, soit douze en douze jours, à raison de deux hypophyses tous les deux jours. L'autopsie, pratiquée le quatorzième jour, nous montre une énorme greffe formée de gros follicules mûrs avec l'un d'entre eux hémorragique (fig. 24). Il n'y a pas trace de corps jaune. Les animaux traités avec les hypophyses de femelles montrèrent exactement les mêmes images.

L'hypophyse n'était-elle vraiment pas capable de fabriquer de l'hormone crinogène ? Ou, sitôt formée, cette hormone était-elle mise en circulation, ne s'accumulant pas dans l'hypophyse dont l'implantation n'avait alors aucune action ? Pour le savoir, nous tentâmes encore de traiter nos animaux greffés par l'hormone circulante, en utilisant le sérum d'une femelle en phase lutéinique.

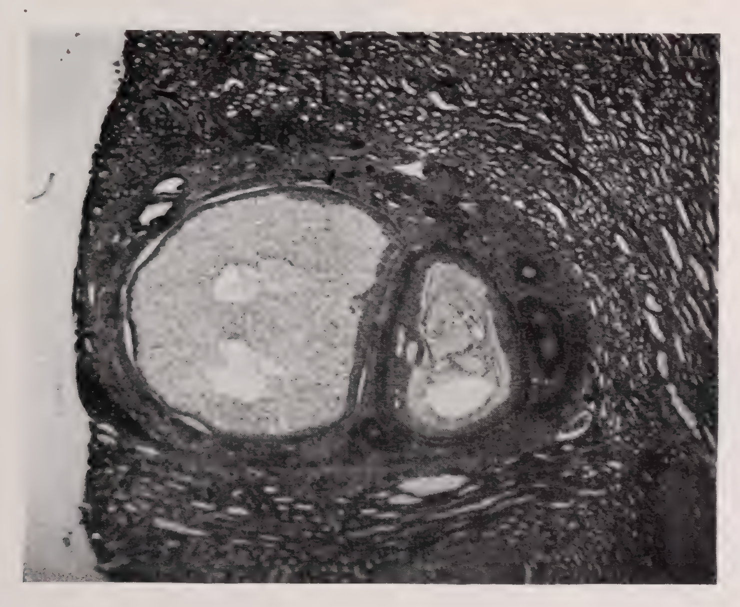


FIG. 25.
Cobaye n° 139. Traitement par le sérum de femelle en phase lutéinique. Greffe d'ovaire dans le rein (× 21).

b) *L'action du sérum de femelle en rut.*

Nous prélevâmes par ponction cardiaque le sérum d'une femelle au moment où elle allait former son corps jaune, c'est-à-dire au deuxième jour de l'ouverture vaginale, et nous l'injectâmes à des mâles porteurs d'ovaire. Le Cobaye mâle n° 139, pesant 290 gr. et ayant depuis vingt et un jours un ovaire dans son rein reçut, en trois jours, 15 cc. de sérum de femelle au troisième jour du rut, et fut autopsié trois jours plus tard. Sa greffe montra deux follicules tertiaires mûrs sans trace de lutéinisation (fig. 25). L'hormone circulante, pas plus que l'hypophyse, n'entraîne la transformation en corps jaune du follicule mûr.



FIG. 26.
Cobaye n° 130. Traitement acmogène prolongé. Greffe d'ovaire dans le rein montrant un corps jaune voisinant avec le vagin (× 45).

Les essais sur animaux adultes ne donnant rien, nous fîmes une dernière série d'expériences sur les animaux impubères.

c) *La lutéinisation chez le Cobaye mâle impubère.*

Nous avons pu obtenir un corps jaune physiologique chez le Cobaye impubère, et voici dans quelles conditions:

Le Cobaye mâle n° 130, pesant 175 gr., reçut un ovaire de femelle impubère et un fragment de vagin dans le rein après castration totale. Treize jours après on commença un traitement à l'U. F. E. à la dose de 0,2 cc. par jour, en deux fois quatre jours, avec un intervalle de un jour entre les deux séries. L'autopsie fut pratiquée deux jours après la dernière injection (onzième jour).

Le tractus génital mâle est infantile, on retrouve facilement la greffe qui fait saillie à la surface du rein (fig. 26). A la coupe, cette greffe est formée d'un volumineux corps jaune, à structure histologique tout à fait classique, alors que le vagin situé tout à côté montre que l'épithélium a passé par les stades de proœstre et d'œstre avant de présenter la structure visible sur la préparation, c'est-à-dire une couche de cellules muqueuses reposant sur quelques cellules épithéliales, restes de la couche desquamée. Dans la lumière, on trouve des cellules muqueuses et des lames de cellules cornées desquamées, comme le montre la figure 27.

Nous pouvons donc obtenir chez un Cobaye mâle porteur d'un ovaire un corps jaune physiologique. En effet, sous l'influence du traitement acmogène, cet ovaire a fait mûrir un follicule, ce qui a entraîné les modifications œstrales sur le vagin, puis ce follicule s'est transformé en corps jaune.

Or nous savons que la dose d'U. F. E. administrée n'est pas suffisante pour provoquer la lutéinisation; c'est donc l'hypophyse du mâle qui fut la source de l'hormone crinogène nécessaire à la formation du corps jaune. Elle est donc bel et bien capable de former de l'hormone crinogène mais dans certaines conditions seulement.

Peut-être faut-il une certaine quantité de folliculine pour inciter l'hypophyse à libérer son hormone crinogène ? Il ne le semble pas, car les gros follicules des ovaires témoins sont remplis de folliculine qu'ils mettent en circulation, puisqu'elle peut agir sur un vagin et sur les glandes mammaires; or ces follicules ne se lutéinisent pas. Nous avons d'autre part traité des animaux mâles greffés par de

la *liquor folliculi* prélevée sur des ovaires de vache. Ils reçurent quinze jours après la greffe 0,6 cc. de *liquor folliculi* sans qu'ils forment le moindre corps jaune, comme le montre la figure 28.

Nous pensons plutôt que c'est le traitement acmogène qui, par son hormone hypophysotrope, a stimulé l'hypophyse du mâle,



Fig. 27.
Cobaye n° 131. Vagin greffé, grosse desquamation cornée (× 70).

réalisant une sorte de « mise en train » de la fonction hormonale, avec sécrétion d'hormone auxogène, puis d'hormone crinogène, comme cela se passe au cours du rut physiologique de la femelle. A l'appui de cette interprétation vient le fait qu'une femelle impubère traitée comme le fut le mâle n° 130, c'est-à-dire par une dose acmogène administrée en deux fois quatre jours montra aussi un rut complet avec ouverture vaginale et formation d'un corps jaune (fig. 29).

L'hypophyse de l'animal impubère serait ainsi capable de former, sans distinction de sexe, les hormones auxogène et crinogène après stimulation convenable. L'hypophyse de l'animal adulte mâle, par contre, aurait perdu la faculté de fabriquer l'hormone crinogène ou de la libérer en quantité suffisante.

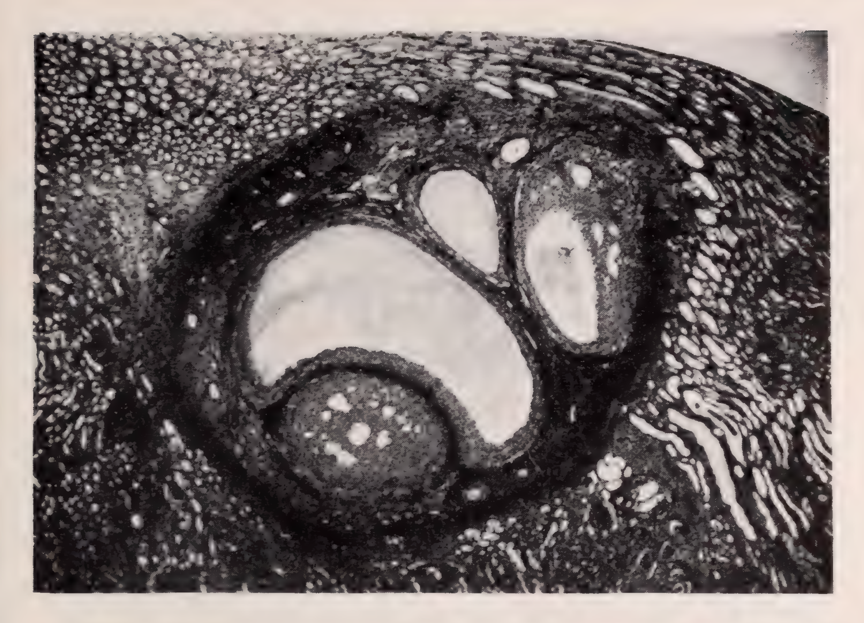


Fig. 28.
Cobaye 135. Greffe d'ovaire dans le rein et traitement à la folliculine. Pas de corps jaune (× 17).

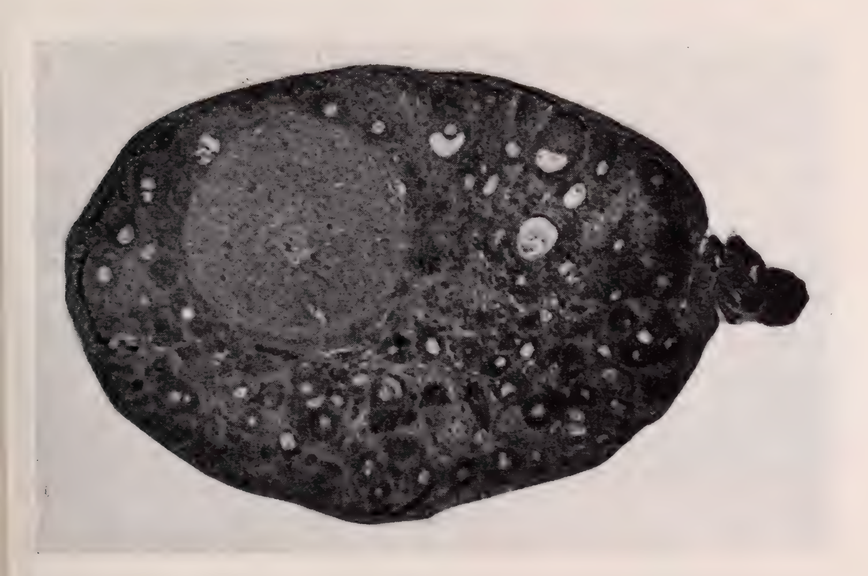


Fig. 29.
Cobaye nº 149. Traitement acmogène prolongé. L'ovaire contient un corps jaune (× 26).

CONCLUSIONS

Nous avons pu démontrer que, chez le Cobaye mâle, comme chez le Cobaye femelle, le prolan d'U. F. E. exerce deux actions distinctes selon les doses auxquelles il est administré:

1. *A faibles doses:*

a) Il produit une descente testiculaire dans le scrotum.

b) Cette action est également obtenue avec:

L'U. F. E. chauffée;
L'implantation d'hypophyses de Mouton;
L'hormone somatotrope de Parkes and Davis (Antuitrin-G) qui contient des traces d'U. F. E.

c) Il n'a aucune action sur la spermatogenèse:

ni à faibles doses prolongées (10-15 jours);
ni à fortes doses;
ni en fixant au préalable le testicule dans le scrotum;
ni en associant à l'U. F. E. de l'hormone somatotrope;
ni en utilisant l'U. F. E. chauffée.

d) L'implantation d'hypophyses de Moutons n'a pas non plus d'action sur la spermatogenèse.

Le prolan d'U. F. E. n'a donc aucune action sur la lignée germinale du Cobaye mâle impubère. Nous n'avons pas traité d'animaux hypophysectomisés ni de Cobayes adultes. Nous ne pouvons d'autre part que difficilement comparer nos résultats avec ceux des auteurs cités, car tous utilisèrent le Rat. Cependant nous avons vu que, même chez le Rat, un grand nombre de chercheurs ne peuvent mettre en évidence d'action spermatogénétique; notre opinion concorde pleinement avec la leur.

2. *A fortes doses.*

a) On obtient une descente testiculaire comme avec les faibles doses.

b) Le traitement conduit en quatre jours à une hypertrophie des cellules interstitielles, mais sans action sur les caractères sexuels secondaires.

c) Il faut poursuivre le traitement durant dix à quinze jours pour voir apparaître les modifications du pénis et de la vésicule séminale.

d) Il n'y a aucune action sur la spermatogenèse qui semble même inhibée. Les tubes des animaux traités ont moins de mitoses que ceux des animaux témoins.

Pour mieux mettre en évidence la similitude des deux actions obtenues, chez le mâle et chez la femelle, nous avons essayé d'obtenir des réactions des récepteurs femelles greffés sur mâles et recherché s'ils se comportaient comme les organes en place chez la femelle.

1. *L'action acmogène.*

En utilisant des Cobayes mâles impubères castrés et porteurs d'un ovaire greffé dans le rein, nous avons pu démontrer que l'hypophyse du mâle répond exactement comme celle de la femelle à la stimulation exercée par l'hormone hypophysotrope de l'U. F. E. Nous trouvons, en effet, que, chez le mâle comme chez la femelle, un ovaire greffé dans le rein sans traitement à l'U. F. E. reste infantile; que le traitement acmogène produit dans l'un et l'autre sexe la maturation d'un ou deux follicules, qui n'expulsent pas leur ovocyte, épithélialisent leur granuleuse, et provoquent l'ouverture vaginale : chez la femelle, l'ouverture du vagin en place, chez le mâle, l'ouverture du vagin greffé dans le rein.

Les modifications histologiques du vagin sont les mêmes dans les deux sexes.

Les mêmes doses produisent dans les mêmes délais les mêmes effets chez le mâle comme chez la femelle. Chez celui-là on constate en plus la descente testiculaire que nous attribuons, par analogie à ce qui se passe chez la femelle, à la décharge d'hormone auxogène par l'hypophyse stimulée par l'U. F. E.

2. *L'action crinogène.*

Elle est également semblable dans les deux sexes et consiste dans l'hypertrophie du tissu interstitiel avec action sur les carac-

tères sexuels secondaires. Cette action est directe et n'a pas besoin de l'hypophyse pour se manifester, ni chez la femelle (Guyénot) ni chez le mâle (Collip et Seyle).

L'étude des greffes d'ovaire sur le Cobaye mâle impubère nous montre, d'autre part, que l'hypophyse du mâle n'est capable de sécréter de l'hormone crinogène qu'après stimulation prolongée par l'hormone hypophysotrope. Nous trouvons en effet:

1. Que les animaux greffés et non traités ne lutéinisent jamais les follicules mûrs de leur greffon (animaux témoins et résultats de Bärtschi et Ponse).

2. Que des implantations d'hypophyses de femelle ou de mâles ne produisent pas de corps jaunes dans l'ovaire greffé.

3. Que l'injection de sérum de femelle en phase lutéinique n'a aucune action.

4. Que l'injection de folliculine n'agit pas non plus.

5. Mais qu'un traitement de deux fois quatre jours avec des doses de 0,5 cc d'U. F. E. par jour déclenche la formation d'un corps jaune physiologique dans l'ovaire greffé.

Nos divers essais conduisent à penser que l'hypophyse du Cobaye mâle impubère, tout comme celle de la femelle, peut très bien fabriquer et mettre en circulation les deux hormones gonadotropes, l'hormone auxogène, ou principe A ou F. S. H. et l'hormone crinogène ou principe B ou L. H. Mais il faut pour cela qu'elle soit convenablement stimulée.

Cette interprétation ne résout cependant pas le problème de la régulation de la spermatogenèse, ni celle du tissu interstitiel du testicule. Si elle nous apporte quelques données sur les possibilités de l'hypophyse du Cobaye mâle, elle ne nous explique pas pourquoi une telle hypophyse maintient en activité le tissu interstitiel du testicule par son hormone crinogène, mais ne lutéinise pas l'ovaire greffé dans le rein. Il serait également intéressant de connaître l'action de l'hypophysectomie sur le testicule du Cobaye et sur les actions de l'U. F. E. Supprime-t-elle l'action acmogène des faibles doses comme chez la femelle (Guyénot) alors qu'elle laisse toute liberté à l'action crinogène ? Nous espérons pouvoir reprendre l'étude de ce problème dans de prochains travaux.

BIBLIOGRAPHIE

1934. Aberle, S. B. et Jenkins, R. H. *Undescended testes in man and rhesus monkeys treated with anterior pituitary like principle from urine of pregnancy.* J. of Am. Med. Ass. 103, 314.

1936. Baker, B. L. et Johnson, G. E. *The effect of injections of antuitrin S. on the sexually inactive male ground squirrel.* Endoc. 20, 219.

1942. Baldwin, F. M. et Min-Hsin, L. *Effects of gonadotropic hormone in the fish Xiphophorus helleri.* Proc. of the Soc. of Exp. Biol. a. Med. 49, 601.

1934. Bärtschi, W. et Ponse, K. *La greffe d'ovaire chez le Cobaye mâle.* Bull. Biol. de France et Belg. 68, 1.

1931. Boeters, H. *Das Hypophysenvorderlappenhormon Prolan und die männliche Keimdrüse. Experimentelle Untersuchungen an Ratten.* Virchow's Arch. f. path. Anat. 280, 215.

1930. Borst, R. *Ueber Beziehungen zwischen Hypophysenvorderlappenhormon (prolan) und der männlichen Keimdrüse.* Deut. Med. Wchsch. 56, 1117.

1930. Bourg, R. *Etude comparée du testicule et de l'ovaire du rat impubère traité par l'urine de femme gravide des quatre premiers mois.* C. R. Soc. Biol. 104, 107.

1933. Brosius, W. L. et Schaffer, R. L. *Spermatogenesis following therapy with the gonad-stimulating extract from the urine of pregnancy.* J. A. M. A. 101, 1227.

1929. Brouha, L. et Simonnet, H. *Action de l'U. F. E. sur le tractus génital mâle.* C. R. Soc. biol. 101, 368.

1932. Butcher, E. O. *The effect of injections of human pregnancy urine and of extract of that urine on the reproductive organs of the immature male rat.* Anat. Rec. 54. Supp. 49.

1932. Cole, H. H., Guilbert, H. R. et Goss, H. *Further considerations of the properties of the gonad-stimulating principle of mare serum.* Am. J. of Physiol. 102, 227.

1936. Cole, H. H. *On the biological properties of mare gonadotropic hormone.* Am. J. of Anat. 59, 299.

1933. Collip, J. B., Seyle, H. et Thomson, D. L. *Gonad stimulating hormones in hypophysectomized animals.* Nature, 131, 56.

1934. Courrier, R. et Gros, G. *Action des substances urinaires gonadotropes chez la Marmotte hibernante.* C. R. Soc. Biol. 115, 1097.

1931. Cysak, J. et Prochorow, M. *Der Einfluss der Hypophysenvorderlappen hormone auf dem Genitalapparat der männlichen Maus.* Zentrbl. f. Gynäk. 55, 1965.

1930. De Jongh, S. E. *Die Wirkung der Sexualhormone der Hypophyse auf männliche Tiere.* Arch. f. d. des. Physiol. 226, 547.

1934. Dvoskin, S. *Local maintenance of spermatogenesis*. Am. J. of Anat. 75, 289.

1929. Engle, E. T. *The response of the male genital system to treatment with urine from pregnant woman and from man*. Anat. Rec. 43, 187.

1932 A. —— *The action of extracts of anterior pituitary and of pregnancy urine on the testes of immature rats and monkeys*. Endocr. 16, 405.

1932 B. —— *Experimentally induced descent of testis in Macacus Rhesus by hormones from anterior pituitary and P. U.* Endoc. 16, 513.

1934. Evans, H. M., Pencharz, R. T. et Simpson, M. E. *Maintenance and repair of reproductive system of hypophysectomized male rats by hypophyseal synergist, pregnancy prolan and combinations thereof*. Endoc. 18, 607.

1941. Gaarenstroom, J. H. *An analysis of the effect of chorionic gonadotropic hormone on the rat testis*. Arch. Int. Pharmac. 66, 121.

1937. Greep, R. O. *Pituitary regulation of the male gonad*. Cold. Spring Harbour Symp. V, 136.

1937. Greep, R. O. et Fevold, H. L. *Effects of 2 hypophyseal gonadotropic hormones on the reproductive system of the male rat*. Endoc. 21, 151.

1938. Guyénot, E. *Mode d'action du facteur auxogène de l'urine de femme enceinte*. C. R. Soc. Biol. 129, 119.

1932. Guyénot, E., Bärtschi, W. et Ponse, K. *La production des corps jaunes étudiée par la méthode de transplantation d'ovaires sur Cobaye mâle*. C. R. Ac. Sc. 195, 198.

1939. Guyénot, E., Ponse, K. et Held, E. *Action des hormones gonadotropes urinaires sur femelles et rats hypophysectomisés*. Helv. Med. Acta. Année 1939, p. 496.

1941. Guyénot, E. et Held, E. *Action de l'urine de femme enceinte sur femelles de Cobaye hypophysectomisées*. Rev. suisse de Zool. 48, 377.

1941. Guyénot, E. et Ruffoni, A. *Le prolan d'urine de femme enceinte: unicité ou dualité hormonale*. C. R. Soc. Phys. et Sc. Nat. Genève, 58, 171.

1946. Guyénot, E. *Les deux actions gonadotropes de l'urine de femme enceinte*. Rev. suisse de Zool. 53. Fasc. suppl. 1 à 120.

1935. Held, F. et Ponse, K. *Obtention d'une action auxogène pure par chauffage de l'urine de femme enceinte*. C. R. Soc. Phys. et Hist. Nat. Genève, 52,56.

1935. Korenchevsky, V., Dennison, R. et Simpson, S. L. *Assay of gonadotropic hormone of pregnancy urine on male rats*. Biochem. J. 29, 2522.

1930. Kraus, E. J. *Die Wirkung des Prolans auf die männliche Geschlechtorgane auf Grund von Versuchen am Maus und Ratte*. Klin. W. Wsch. 9, 1493.

1931. KRAUS, E. J. *Zur Entstehung der Zwischenzellenwucherung im Hoden mit Prolan behandelter Tiere.* Wirch. Arch. 280, 884.

1930. LAURENT, G. *Réaction des vésicules séminales et du testicule après injections d'urine de femme gravide et d'urine d'homme.* C. R. Soc. Biol. 104, 115.

1940. LEATHEM, J. H. *Effect of „Prospermin" on immature and mature hypophysectomized and normal male rats.* Proc. of Exp. Biol. a Med. 45, 497.

1943. —— *Action of equine gonadotrophin in normal and hypophysectomized male rats.* Am. J. of Anat. 140, 561.

1942. LEATHEM, J. H. et MILLS, E. J. *Influence of normal male urine gonadotrophin on spermatogenesis in hypophysectomized mature and immature rats.* Endocr. 31, 218.

1941. MCCULLACH, M. D. et RYAN, E. J. *Effect of various gonadotrophins upon spermatogenesis and urinary androgens in the human.* J. of Clin. Endocr. 1, 728.

1933. MOLIEU, M., D'AMOUR, F. et GUSTAVSON, R. G. *Effects of urinary hebin upon immature male rats.* Endocr. 17, 295.

1936. MOORE, C. R. *Responses of immature rats testes to gonadotropic agents.* Am. J. of Anat. 59, 63.

1931. —— et PRICE, D. *Some effects of fresh pituitary homoimplants and gonadostimulating substance from human pregnancy urine on the reproductive tract of the male rat.* Am. J. of Physiol. 99, 197.

1940. NALLY-PORTE, O. *Action sur les Cobayes mâles castrés de l'urine gravidique.* C. R. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève, 57, 36.

1934. NELSON, W. O. *Effect of gonadotropic hormone injections upon hypophyses and sex-accessories of experimental cryptorchid rats.* Proc. Soc. Exp. Biol. a Med. 31, 1192.

1931. NEUMANN, H. O. *Das Hypophysenvorderlappenhormone Prolan und seine Beziehungen zur männliche Keimdrüse.* Zent. F. Gynäk. 55, 1954.

1947. PFEIFFER, C. A. *Gonadotropic effects of exogenous sex hormones on the testes of sparrows.* Endoc. 41, 92.

1933. ROBSON, J. M. et TAYLOR, H. *Factors influencing the functional development of the male gonad.* Proc. Roy. Soc. B. 113, 251.

1934. RUBINSTEIN, H. S. *The production of testicular descent with the water soluble fraction of pregnancy urine.* Endocr. 18, 475.

1933. SCHOCKAERT, J. A. *Differences between anterior pituitary sex stimulating hormones and pregnancy urine substances as tested in the male mammal and bird.* Am. J. of Physiol. 105, 497.

1940. SEALEY, J. L. et SONDERN, C. W. *The comparative action of graded doses of international standard gonadotropic substance on normal infantile male and female rat.* Endocr. 26, 813.

1940. SEYLE, H. *The effect of testosterone on the responsiveness of the immature gonad to chorionic gonadotrophin.* J. of Endoc. 2, 352.

1946. Simpson, M. E. et Evans, H. M. *Comparaison of the spermatogenic and androgenic properties of testosterone propionate with those of pituitary I. C. S. H. in hypophysectomized old male rats.* Endoc. 39, 281.
1944. —— *Sensitivity of the reproductive system of hypophysectomized 40 day male rats to gonadotropic substances.* Endoc. 35, 96.
1942. —— et Li, H. *Biological properties of pituitary intersticel - cell - stimulating hormone.* Endoc. 30, 969.
1927. Smith, P. E. et Engle, E. T. *Experimental evidence regarding the role of the anterior pituitary on the development and regulation of the genital system.* Am. J. of Anat. 40, 159.
1934. —— et Tyndale, H. H. *Gamokinetic action of extracts of follicle - stimulating urine.* Proc. Soc. Exp. Biol. a Med. 31, 745.
1934. —— et Leonard, S. L. *Responses of the reproductive system of hypophysectomized and normal rats to injection of pregnancy urine extracts.* Anat. Rec. 58, 145.
1933. —— *Effect of injecting pregnancy urine extracts in hypophysectomized rats. I. The male.* Proc. Soc. Exp. Biol. a Med. 30, 1246.
1930. —— et McDowell, E. C. *An hereditary anterior - pituitary deficiency in the mouse.* Anat. Rec. 46, 249.
1944. Tuchmann-Duplessis, H. *Action de l'hormone gonadotrope sur la prostate de la Souris.* C. R. Soc. Biol. 138, 577.
1947. Van Peteghem, J. *L'ectopie testiculaire.* Paris, Le François, 19.
1928. Voss, H. et Loewe. *Geschlechtsprägende Wirkungen des Hypophysenvorderlappens am Menschen.* Pflüg. Arch. Ges. Phys. 218, 604.
1934. Walsh, E. L., Cuyler, W. K. et Mc Cullagh, D. R. *The physiological maintenance of the male sex glands. The effect of androtin on hypophysectomized rats.* Am. J. Phys. 107, 508.
1942. Zondek, B., Brezinski, A. et Sulmann, F. *Does a stimulation of the germinative epithelium of immature rat occur after treatment with gonadotropic hormones, augmentative substances, androgens, and Vitamin E.* Endoc. 30, 25.

Tome 57, nº 5 — Février 1950

ERGEBNISSE
AUS DER KREUZUNG PARTHENOGENETISCHER UND ZWEIGESCHLECHTLICHER SCHMETTERLINGE

IX. Analyse männchenähnlicher Intersexe von *Solenobia triquetrella* F. R.

von

Emil HUMBEL

Mit 20 Textabbildungen und 8 Tabellen.

INHALTSVERZEICHNIS

I. EINLEITUNG [1]

Nach der heute herrschenden Vorstellung über Geschlechtsvererbung besorgt der Chromosomenmechanismus die Verteilung der F- und M-Substanz so, dass im Normalfalle entweder die F- oder die M-Substanz überwiegt und deshalb die reinen Geschlechter

[1] Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. J. SEILER, danke ich für das mir überlassene Untersuchungsmaterial. Alle hier analysierten Tiere stammen aus seinen Zuchten. Dank schulde ich ihm vor allem für die vielen Anregungen und besonders für die stetige Förderung der Arbeit.

entstehen. Ist hingegen dieses Quantitätsverhältnis F: M aus irgend einem Grunde abnormal, so entstehen sexuelle Zwischenstufen, sog. I n t e r s e x e . Solche Tiere sind vor allem bei *Lymantria* durch Kreuzung verschiedener Rassen erzielt worden und bei *Solenobia* durch Kreuzung einer tetraploiden, thelytok parthenogenetischen Rasse von *Solenobia triquetrella* mit Männchen einer diploid bisexuellen Rasse. Daraus entsteht eine triploide F_1-Generation. Die Faktorenkonstellation, die durch diese Kreuzung zustande kommt, ist die folgende:

Ei		Sperma		F_1
2F1M	×	1F1M	=	3F: 2M

Da 2F : 1M Weibchen ergibt und 2F : 2M Männchen, müssen aus dem Verhältnis 3F : 2M, das zwischen dem der reinen Geschlechter liegt, Intersexe entstehen.

Das Besondere bei dieser Kreuzung liegt nun darin, dass in ein und derselben Geschwisterschaft Tiere auftreten können, die mehr dem Weibchen gleichen, andere, die etwa in der Mitte stehen und solche, die im Gesamthabitus männlich aussehen, sodass sich die F_1-Tiere in eine Reihe von sexuellen Zwischenstufen ordnen lassen. Dieser Reihenfolge entsprechend unterscheidet NÜESCH 1941: Weibchenähnliche-mittlere- und männchenähnliche Intersexe. SEILER spricht, allein um kurze Ausdrücke zu haben, von schwachen, mittleren und starken Intersexen, ohne diesen Begriffen die Vorstellungen zu unterlegen, die GOLDSCHMIDT ihnen gibt. Da wir heute, wie aus dem Folgenden hervorgehen wird, sicher wissen, dass die GOLDSCHMIDT'sche Vorstellung auf unser Objekt nicht angewendet werden kann, halten wir es für besser, die Begriffe von GOLDSCHMIDT: Schwache Intersexe und starke Intersexe, nicht mehr anzuwenden und statt dessen, wie NÜESCH es schon tat, von weibchenähnlichen resp. männchenähnlichen Tieren zu sprechen. Als „i n t e r m e d i ä r e" Intersexe bezeichnen wir ferner Individuen, die ungefähr in der Mitte zwischen rein weiblicher und rein männlicher Ausbildung stehen.

Die Morphologie der *Solenobia*-Intersexe wurde bereits in mehreren Arbeiten (SEILER 1927, 1929, 1935, 1936, 1937, 1938, 1941, 1945, KEIL 1936, BEYER 1940 und NÜESCH 1941) beschrieben. Ausserdem liegt eine Untersuchung über die Normalentwicklung des männlichen Geschlechtsapparates von *Solenobia triquetrella* vor

(Florin 1945), und eine Untersuchung der Normalentwicklung des Weibchens steht vor dem Abschluss. All diese Arbeiten verfolgen das Ziel, das sexuelle Mosaik der Intersexe zu analysieren und seine Entstehung verständlich zu machen.

Goldschmidt (1931) war der erste, der das Wesen der Intersexualität anhand seiner Untersuchungen an *Lymantria* entwicklungsphysiologisch zu erklären versuchte. Nach ihm beginnt ein Intersex seine Entwicklung bis zu einem bestimmten Zeitpunkt, dem sog. Drehpunkt, in der Richtung auf das eine Geschlecht, schlägt dann plötzlich um und beendet seine Entwicklung unter der Dominanz der Geschlechtsfaktoren des andern Geschlechts. Alle Organe, die nun vor dem Drehpunkt determiniert werden, zeigen das ursprüngliche Geschlecht. Alle Organe oder Organteile, die nach dem Drehpunkt determiniert werden, zeigen die Geschlechtsprägung des neuen Geschlechtes, falls die noch zur Verfügung stehende Entwicklungszeit zu ihrer vollständigen Ausdifferenzierung ausreicht. Reicht sie nicht aus, so bleiben diese Organe auf einem früheren Entwicklungsstadium stehen. Ein Intersex besitzt demnach ein Mosaik aus Frühorganen des einen und Spätorganen des andern Geschlechts. Das Mass der Intersexualität hängt von der zeitlichen Lage des Drehpunktes ab. Liegt er spät, so resultiert nach Goldschmidt ein schwaches Intersex; liegt er früh, so entsteht ein starkes Intersex. Diese Auffassung ist bekannt als Zeitgesetz der Intersexualität.

Dieser Goldschmidt'schen Arbeitshypothese ist stark widersprochen worden. Nach Kosminsky (1935), der ebenfalls an *Lymantria* arbeitete, beginnt ein Intersex seine Entwicklung in der Richtung auf das eine Geschlecht bis zum Drehpunkt, von da weg soll aber die Wirkung der Geschlechtsfaktoren beider Geschlechter zu einer intermediären Weiterentwicklung führen. Auch Baltzer (1937) lehnt für sein Untersuchungsobjekt *Bonellia* die G.-These ab. Er vertritt die Ansicht, dass gleich von Anfang an beide Geschlechtsrealisatoren wirksam sind. „Infolge der gegenseitigen Abschwächung der beiden Geschlechtsfaktoren kommt es zu einer abgeschwächten Geschlechtsdeterminierung und damit zu einer unvollständigen Entwicklungsleistung" (1937, S. 40).

Seiler und seine Schüler hielten es für das Richtige, zunächst ein sauberes Tatsachenmaterial zu beschaffen, d. h., das sexuelle

Mosaik aller Grade der Intersexualität genau zu analysieren und womöglich den Intersexualitätsgrad jedes Organes in Zahlenwerten auszudrücken, um so erst die Voraussetzung für eine Interpretation zu schaffen. Die bis jetzt durchgeführten Untersuchungen führten nun zu Ergebnissen, die der G.-These nicht günstig sind.

SEILER (1946) formulierte das tatsächliche Ergebnis folgendermassen: „Sieht man ab von der grossen Variabilität im Mosaik unserer Triploiden, so springt als grosse Linie in die Augen, dass alle Merkmale eines Tieres im grossen und ganzen denselben J.-Grad haben. Das gilt durch alle Grade der Intersexualität. Dieses unser Hauptresultat steht aber in striktem Gegensatz zu dem, was das G. Z. G. fordert" (SEILER 1946, S. 275).

Das bis jetzt analysierte Untersuchungsmaterial ging nun aus Kreuzungen hervor, die in der F_1-Generation vorwiegend weibchenähnliche und mittlere, jedoch nur vereinzelt männchenähnliche Tiere lieferten. Der männchenähnliche Bereich der intersexen Reihe konnte daher bis jetzt noch nicht eingehend studiert werden, da das Material dazu fehlte. Inzwischen ist es Seiler geglückt, tetraploid parthenogenetische Stämme ausfindig zu machen, die mit diploid bisexuellen Männchen gekreuzt Intersexe ergeben, welche sich auf die ganze Skala der intersexen Reihe verteilen und vor allem zahlreiche männchenähnliche Tiere lieferten (SEILER 1941). Dieses F_1-Material wird hier analysiert. Das Ziel der Arbeit ist es also, die Lücken, welche die Dissertationen KEIL, BEYER und NÜESCH offen liessen, zu schliessen und vorwiegend J.-Tiere zu untersuchen, die im männlichen Bereich liegen.

GOLDSCHMIDT hat wiederholt darauf aufmerksam gemacht (GOLDSCHMIDT, 1931, S. 38, 1934 S. 79, 1946 S. 270), dass vor allen Dingen an den Genitalorganen die Richtigkeit seines Zeitgesetzes abgelesen werden kann. Es ist deshalb mein besonderes Ziel, gerade diese Organe eingehend zu untersuchen, d. h. Organe mit alternativem Charakter oder solche, die nur in einem Geschlecht vorkommen. NÜESCH (1941) hat wohl die äusseren Genitalien einiger männchenähnlichen Intersexe untersucht, nicht aber die innern und somit auch nicht die Korrelation zwischen beiden geprüft. Das zu tun, ist daher meine Hauptaufgabe.

Eine andere Kategorie von Organen, nach BALZERS Ausdrucksweise (1937), die „quantitativen Organe", d.h. Organe, die

in beiden Geschlechtern sich nur quantitativ unterscheiden, ziehe ich aber ebenfalls heran, denn aus allen Intersexualitätsstudien an *Solenobia* geht hervor, dass diese Organe bei einem Intersex durchschnittlich denselben J.-Grad aufweisen (Vergl. z. B. SEILER 1945, 1946 und 1949). Meine Aufgabe wird es sein zu prüfen, ob das auch gilt für Tiere im männlichen Bereich der intersexen Reihe und wie die Uebereinstimmung zwischen diesen „quantitativen" und den „qualitativen" Organen ist. Es wird sich zeigen, dass zur Aufklärung über das Wesen der Intersexualität diese quantitativen Merkmale durchaus nicht eine „quantité négligeable" sind.

II. MATERIAL UND METHODEN

Bei der Auswahl des Materials für die vorliegende Untersuchung wurde versucht, aus dem männlichen Intersexualitätsbereich eine lückenlose Reihe von Tieren mit verschiedenem Inter-

TABELLE 1.

Uebersicht über die untersuchten Kreuzungen.

No. der Kreuzung	Kreuzung	Zuchtjahr	Kult. No.	Unters. Tiere	No. der Intersexe
1	Laube ♀ × Nods ♂	1943/44	70	2	1– 2
2	Heidelberg ♀ × Albishorn ♂ .	1943/44	49	13	3–15
3	Göschenen ♀ × Albishorn ♂ .	1945/46	35	15	16–30
4	Ramersberg ♀ × Albishorn ♂ .	1946/47	50/51	8	31–38
5	Laube ♀ × Thun ♂	1945/46	31	12	39–50

sexualitätsgrad herauszugreifen. Dazu standen mehrere F_1-Kulturen zur Verfügung, aus denen je eine Anzahl Tiere analysiert wurde (Vergl. Tab. 1).

Es handelt sich dabei um Kreuzungen, die in der F_1-Generation neben relativ viel männchenähnlichen Tieren auch intermediäre und weibchenähnliche Intersexe ergaben, wobei besonders die Kreuzungen 1, 2, 3 und 5 viel Tiere im männlichen Bereich aufweisen, und nur die Kreuzung No. 4 eine F_1-Generation ergab mit verhältnismässig wenig männchenähnlichen Tieren.

Um den J.-Grad der Intersexe richtig beurteilen zu können, war es notwendig, die in Frage stehenden Merkmale vorerst an den P.-Tieren zu analysieren. Für meine Untersuchung ist die Tatsache wertvoll, dass es sich bei den P.-Tieren nicht um Freilandtiere handelte, sondern um Tiere aus Reinzuchten, die gleichzeitig mit der F_1-Generation geführt wurden. Die Aufzuchtbedingungen waren also für die P- und die F_1-Generation praktisch dieselben. Bei den Heidelbergerweibchen standen zwar zum Vergleich nicht die P.-Tiere zur Verfügung, wohl aber Tiere aus einer Linie, die vom selben Fundplatz stammte und die bei Kreuzung genau dasselbe Resultat ergab wie Kreuzung No. 2. Einzig bei den tetraploid parthenogenetischen Weibchen von Göschenen stammen die Ausgangstiere nicht aus einer Kultur, sondern aus dem Freiland.

Zur Untersuchung der äusseren Morphologie präparierte ich Augen, Fühler, Beine, Flügel und Penis der Tiere (wie NÜESCH 1941) unter der Binokularlupe und führte sie über Nelkenöl in Kanadabalsam. Die Augen wurden zuvor in 20% KOH heiss maceriert und die kalottenförmige Cornea durch Einschnitte vom Rande her plangelegt. Die Abdomina und Thoraca hellte ich in Methylbenzoat-Celloidin auf, da sich dadurch die verschiedenen Teile am Kopulationsapparat deutlicher voneinander abheben und zugleich auch die gegenseitigen Zusammenhänge studiert werden können. Alsdann wurden beide Körperabschnitte zur Untersuchung der inneren Organe, bei denen ich mich auf die Analyse von Keimdrüse und Ausführwege und deren Anhangsorgane beschränke, in 6 μ dicke Sagittalschnitte zerlegt und in Gallocyanin-Eosin gefärbt.

Die graphische Rekonstruktion erfolgte alsdann, wie bei den Arbeiten BEYER (1940) und FLORIN (1945), nach der Methode der projektiven Konstruktion von His (ROMEIS, 1932, § 694). Jeder fünfte Schnitt wurde mit Hilfe des Abbé'schen Zeichenapparates Zeiss aufgezeichnet und die einzelnen Schnitte so auf Koordinatenpapier übertragen, dass ihre Verbindung eine Projektion der Organe von der Dorsalseite her ergab.

Um die intersexe Ausbildung der einzelnen Organe miteinander vergleichen zu können, suchte ich, gleich wie das KEIL und NÜESCH taten, für jedes Organ den J.-Grad in einem Zahlenwert auszudrücken. Bei quantitativ fassbaren Merkmalen (Augenfacettenzahl, Femurlänge etc.) wird der Mittelwert der Parentalweibchen als

0% intersex angenommen und der männliche Mittelwert als 100% intersex bezeichnet, sodass jede intersexe Organausbildung zahlenmässig in % errechnet werden kann (Vergl. Seiler 1945, S. 221-222).

Bei den qualitativen Merkmalen (z. B. Keimdrüse und Ausführwege) konnte dieses Verfahren nicht angewendet werden. Die einzelnen Organe wurden daher entsprechend dem Verfahren, das Nüesch und Beyer anwendeten, in eine Reihe geordnet, die vom normal weiblichen zum normal männlichen Geschlecht führt. Diese Reihe unterteilte ich in 6 Klassen und gab jeder Klasse den ihr entsprechenden Prozentwert (Kl. I 0%, Kl. II 20%, Kl. III 40% etc.). Das gleiche Verfahren wendete ich an für nicht messbare Organe (z. B. Tegumen, Valven). In der Klassifikation hielt ich mich soviel wie möglich an die Arbeit von Nüesch (1941).

III. DIE NORMALEN IMAGOTIERE (P.–GENERATION)

Unser Untersuchungsobjekt *Solenobia triquetrella*, ein Schmetterling aus der Familie der *Psychiden*, eignet sich besonders gut zur Analyse von Intersexen, denn der Dimorphismus bei den reinen Geschlechtern ist ausserordentlich gross. Es gibt sozusagen kein Organ, das bei Weibchen und Männchen gleich ist, was z. B. deutlich aus dem Vergleich der Kopulationsorgane (Abb. 1) hervorgeht. Entsprechendes gilt, wie es sich gleich zeigen wird, auch für die übrigen Organe.

1. Die äusseren Organe.

An äusseren Organen wurden berücksichtigt: die Zahl der Augenfacetten und der Fühlerglieder, ferner die Länge der Fühler, Femora, Tarsalglieder, Tibialsporne, Flügel und Penis. Die Längen wurden in μ umgerechnet und für alle Organe die zugehörigen Mittelwerte berechnet (Vergl. Tab. 2). Weitere Merkmale wie Afterwollenareale, Intersegmentalhaut und Apophysen werden später besprochen. Was das Aussehen der verschiedenen Organe anlangt, verweise ich auf die Arbeit von Nüesch (1941).

Ein Vergleich der aufgeführten Mittelwerte lässt deutlich erkennen, dass die Masse innerhalb der verschiedenen Lokalrassen

recht stark variieren können. Bei den Männchen ist dies weniger auffällig; hier tritt einzig die Rasse von Nods aus dem Massbereich der übrigen Formen. Die tetraploid parthenogenetischen Weibchen hingegen zeigen verhältnismässig grosse Schwankungen innerhalb

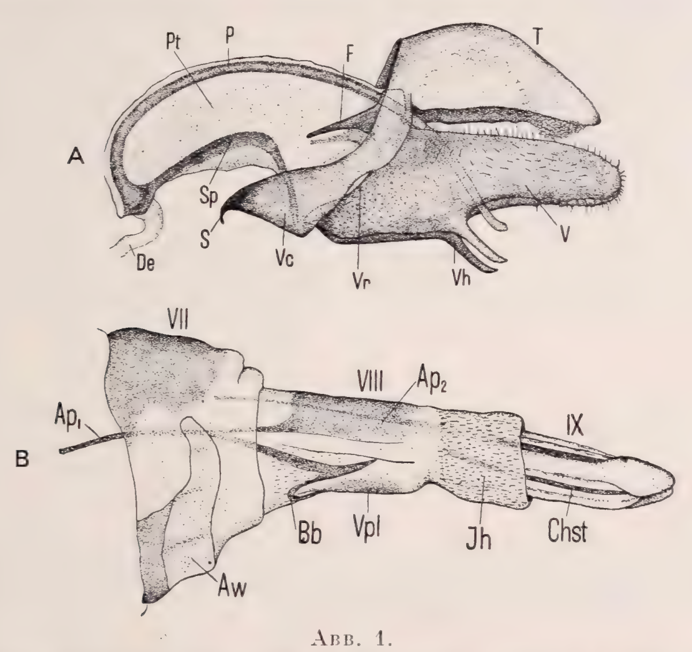


ABB. 1.

Kopulationsorgane von *Solenobia triquetrella*. Vergr. 48 × Nach Nüesch.

a) Männchen.

De = Ductus ejaculatorius
P = Chitinfortsatz der Valven
F = Penis
Pt = Penistasche
S = rudimentärer Saccus
Sp = Chitinspange
T = Tegumen
V = Valven
Vc = Vinculum
Vh = Valvenhaken
Vr = Lateraler vorderer Valvenrand

b) Weibchen (tetr. parth.)

Ap_1 = 1. Apophyse
Ap_2 = 2. Apophyse
Aw = Afterwolleareal
Bb = Bursabogen
Chst = ventraler Chitinstab
Ih = Intersegmentalfalte
Vpl = Ventralplatte
VII — IX Abdominalsegmente

der verschiedenen Lokalrassen. Ein Resultat, das jedoch nicht überrascht, da es sich bei den verschiedenen Lokalrassen wohl zumeist auch um verschiedene reine Linien handelt. Dafür sprechen auch die Kreuzungen. So ergaben Berliner-Weibchen × Lägern-Männchen weibchenähnliche bis intermediäre Intersexe (Vergl. NÜESCH 1941), und aus den bereits erwähnten Kreuzungen, aus denen meine Tiere entnommen wurden, resultierten relativ viele

TABELLE 2. — *Zusammenstellung der untersuchten äusseren Organe der P.-Tiere.*

Untersuchte Organe		Männchen			Tetr. parth. Weibchen			
		Nods	Albishorn	Thun	Laube	Heidelberg	Göschenen	Ramersberg
Augen-Facettenzahl	M.	368,4	299,1	329,8	368,4	61,5	46,5	52,3
	n.	22	33	12	25	18	6	11
	Var. Ber.	261 – 455	261 – 329	310 – 358	66 – 96	49 – 70	44 – 49	44 – 60
Fühler-Gliederzahl	M.	31,1	29,2	28,2	20,6	23,2	16,4	18,2
	n.	18	35	12	24	24	9	12
	Var. Ber.	28 – 32	28 – 31	28 – 29	19 – 22	21 – 24	16 – 17	17 – 19
Fühler-Länge	M.	3114,0	3342,4	—	1636,8	1668,9	—	—
	n.	19	35	—	24	24	—	—
	Var. Ber.	2751,2–3433,2	3030,3–3650,3	—	1444,6–1805,8	1526,8–1825,9	—	—
Femurlänge	1. Bein M.	970,5	1063,3	—	390,2	357,4	—	—
	n.	20	34	—	24	23	—	—
	Var. Ber.	875,8–1055,2	986,6–1152,9	—	371,7– 411,1	324,7– 384,5	—	—
,,	2. Bein M.	1078,8	1175,6	—	438,9	381,7	—	—
	n.	19	35	—	28	24	—	—
	Var. Ber.	937,4–1266,3	1065,9–1292,8	—	416,5– 469,9	350,3– 405,8	—	—
,,	3. Bein M.	1152,0	1232,3	1184,3	417,8	367,4	287,9	361,6
	n.	21	36	12	26	24	10	11
	Var. Ber.	568,2– 713,4	1111,3–1413,7	1096,2–1323,0	436,6– 457,1	331,1– 412,2	244,4–322,8	327,5–403,5
1. Tarsalglied	1. Bein M.	746,5	803,1	—	167,9	153,6	—	—
	n.	20	34	—	24	23	—	—
	Var. Ber.	666,4– 790,3	739,1– 850,1	—	159,9– 198,7	139,7– 178,5	—	—
,,	2. Bein M.	660,0	728,4	—	176,9	156,0	—	—
	n.	20	34	—	28	24	—	—
	Var. Ber.	576,7– 730,5	662,2– 781,8	—	164,5– 195,6	139,7– 184,7	—	—
,,	3. Bein M.	600,2	622,4	536,6	146,7	133,5	102,7	136,5
	n.	22	36	12	26	24	10	11
	Var. Ber.	491,2– 662,2	566,0– 675,0	444,3– 606,6	138,1– 159,1	118,0– 155,2	81,5–119,5	125,7–158,3
Hint. Tibialendsporn	M.	486,2	494,9	—	122,9	129,2	—	—
	n.	22	36	—	26	24	—	—
	Var. Ber.	388,2– 539,5	418,0– 551,0	—	103,1– 137,1	113,0– 149,5	—	—
Vord. ,,	M.	433,8	455,0	—	105,4	120,1	—	—
	n.	22	36	—	26	24	—	—
	Var. Ber.	341,8– 501,0	384,0– 529,1	—	97,3– 114,8	110,2– 135,5	—	—
Vorderflügel	M.	7200,0	7200,0	7010,0	280,0	280,0	280,0	280,0
	n.	22	35	11	103	103	103	103
	Var. Ber.	6350,0–7650,0	6500,0–8000,0	6300,0–7700,0	150,0– 560,0	150,0– 560,0	150,0–560,0	150,0–560,0
Hinterflügel	M.	5500,0	5500,0	5360,0	80,0	80,0	80,0	80,0
	n.	22	34	12	101	101	101	101
	Var. Ber.	4800,0–6000,0	4750,0–6300,0	4500,0–6000,0	40,0– 34,0	40,0– 34,0	40,0– 34,0	40,0– 34,0

männchenähnliche Intersexe oder fast reine Männchen. Nur mehr nebenbei sei bemerkt, dass die Tiere unserer Kulturen grösser sind als Freilandtiere, deshalb liegen z. B. die Masse der tetraploid parthenogenetischen Weibchen von Göschenen, die Freilandtiere sind, auffallend tiefer als die aller übrigen Tiere, die aus Kulturen stammen.

Im Gesamten betrachtet ist wohl die Variation innerhalb der einzelnen Merkmale sehr gross, der Bereich zwischen den

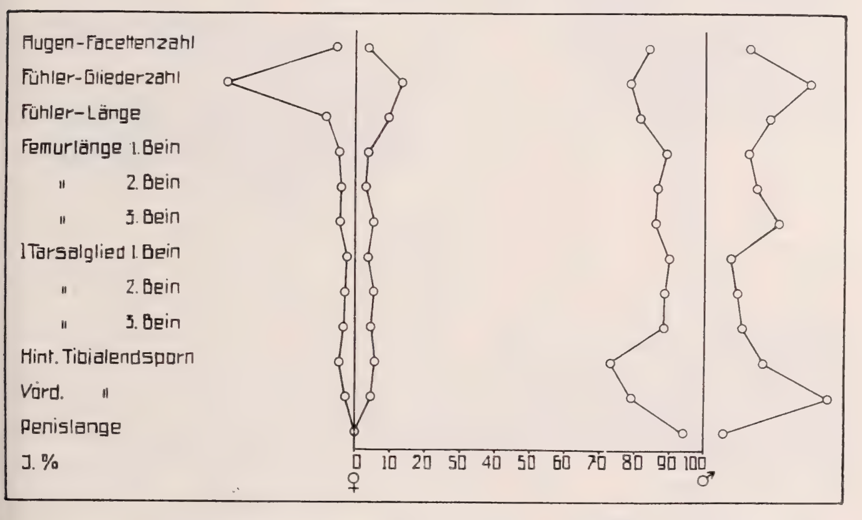


Abb. 2.

Maxima und Minima der gemessenen Organe in %, bei tetraploid parthenogenetischen Weibchen von Heidelberg und Männchen vom Albishorn.

Maximalwerten der Weibchen und den Minimalwerten der Männchen ist aber noch so ausgedehnt, dass ein recht grosser Spielraum für intersexe Ausbildungen bleibt (Abb. 2).

2. Die inneren Organe.

a) *Keimdrüse und Ausführwege beim normalen Weibchen.*

Die Keimdrüse: Das Ovar von *Solenobia triquetrella* besteht nach den Untersuchungen von Beyer (1940) aus 8 Eiröhren, die zusammen durchschnittlich 104 Eier enthalten. Die reifen Eier der Imagines sind so gross, dass sie das Abdomen sowie den Torax bis

zur Kopfgrenze prall ausfüllen, und es werden die einzelnen Eiröhren stellenweise so dicht zusammengedrängt, dass die Feststellung der genauen Zahl auf Schnitten oft nicht möglich ist; sie beträgt aber ohne Zweifel 8 wie bei den Raupen und Puppen, von denen genaue Untersuchungen vorliegen.

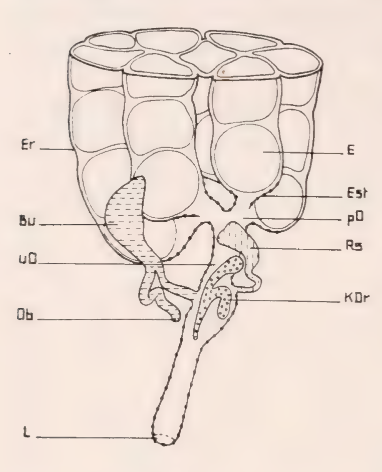


Abb. 3.

Schema der Keimdrüse und Ausführwege eines normalen tetraploid parthenogenetischen Weibchens nach einer graphischen Rekonstruktion. Dorsalansicht. Vergr. 24 ×. Vom Ovar nur $1/4$ gezeichnet.

Er = Eiröhren
Bu = Bursa
uO = unpaarer Oviduct
Ob = Ostium bursae
L = Legeöffnung
E = Eier
Est = Eiröhrenstiele
pO = paariger Oviduct
Rs = Receptaculum seminis
KDr = Kittdrüse

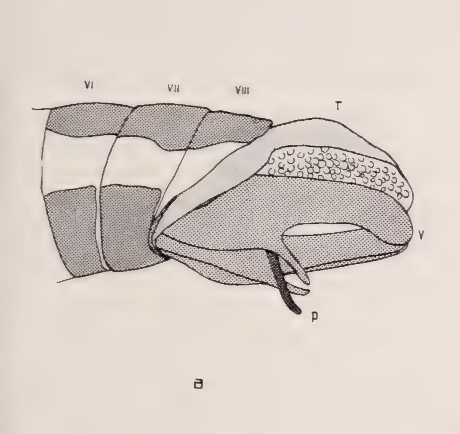
D i e A u s f ü h r w e g e : Das Plattenepithel der Eiröhren geht distal in kurze Eiröhrenstiele über, die in den kurzen, paarigen Oviduct führen (Abb. 3). Darauf folgt der unpaare Oviduct mit Atrium und mit terminal gelegener Legeöffnung. In den mittleren Teil des Oviductes münden Receptaculum seminis, Kittdrüse und Bursa, welch letztere durch den Ductus Bursae mit der Bursaöffnung in Verbindung steht. Mit Ausnahme von Eiröhrenstiel und paarigem Oviduct, die ein gleiches Plattenepithel aufweisen, lassen sich bei der Imago alle hier aufgeführten Organe verhältnismässig gut histologisch auseinanderhalten.

Da die einzelnen Eiröhren nicht verfolgt werden können, sind in den folgenden Abbildungen vom Ovar nur die Umrisse wiedergegeben, um seine Gesamtausdehnung beurteilen zu können.

b) *Keimdrüse und Ausführwege beim normalen Männchen.*

Die Keimdrüse: Der Hoden besteht aus 8 Hodenfächern. Die einzelnen Fächer aber sind beim Imagotier schwer voneinander abzugrenzen. Die trennenden Hüllen sind undeutlich; wohl ist in ihnen Pigment eingelagert, das aber ungleichmässig verteilt ist, sodass der Verlauf der Hüllen häufig unklar wird und die Keimfächer deshalb nicht sicher abgegrenzt werden können. Die Spermien sind bereits ins Vas deferens übergetreten. Der proximale Teil des

Vas def. weist ein Zylinderepithel auf, im distalen Teil hingegen findet sich ein Pflasterepithel. Die männlichen Ausführwege sind in Abb. 4 dargestellt, die ausserdem das Aeussere der Kopulationsorgane eines normalen Männchens in gleicher Manier und Grösse zeigt, wie die nachfolgenden Abbildungen von Intersexen. Der



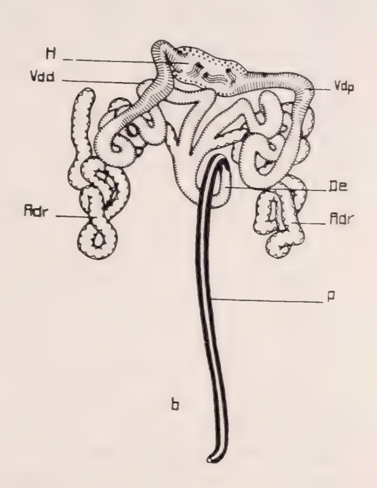


ABB. 4.

Genitalorgane einer normal männlichen Imago.

a) Abdominalende von links. Vergr. 36 ×.

T = Tegumen
V = Valven
P = Penis
VI—VIII = Abdominalsegmente

b) Graphische Rekonstruktion. Dorsalansicht Vergr. ca. 36 × (Schema nach Florin 1945).

H = Hoden
Vdp = Vas deferens proximale
Vdd = Vas deferens distale
Adr = Anhangdrüse

distale Abschnitt des Vas def. legt sich in mehrere Schlingen und nimmt dann die beiden Anhangdrüsen auf. Darauf vereinigen sich die beiden Vasa deferentia und gehen in den unpaaren Ductus ejaculatorius über, der ins Penisrohr führt. Anhangdrüse und Vas def. sind histologisch sehr ähnlich, unterscheiden sich aber im Wesentlichen dadurch, dass das Lumen der Anhangdrüsen immer mit homogenem Sekret gefüllt ist. Auch der Ductus ejaculatorius ist leicht als solcher zu erkennen, da sein gefaltetes Plattenepithel von einer dicken Muskelschicht umgeben wird. Einzelheiten beschreibt FLORIN 1945.

IV. ENTWICKLUNG

Im Folgenden fasse ich die wesentlichen Tatsachen, die aus der Entwicklung der Kopulationsorgane von *Solenobia triquetrella* bekannt sind, zusammen. Dabei berücksichtige ich nur diejenigen Organe, die hier besonders untersucht wurden. Für Einzelheiten, Entwicklungsdaten anderer Organe und Literaturbesprechungen verweise ich auf: SEILER (1929), BEYER (1940), NÜESCH (1941), FLORIN (1945), NÜESCH (1947).

1. GENITALORGANE DES WEIBCHENS.

a) *Ovar und mesodermale Ausführwege.*

Die Embryonalentwicklung der weiblichen Keimdrüse einer tetraploid parthenogenetischen Rasse von *Solenobia triquetrella* wurde von LAUTENSCHLAGER (1932) untersucht. Nach ihm treten im Blastoderm erstmals Urgeschlechtszellen in Erscheinung. Diese ordnen sich später zu einer paarigen Anlage im 5. Segment und werden von Mesodermzellen umgeben. Ein Teil dieser Mesodermzellen der in Entstehung begriffenen Keimdrüse rückt dann auf der Ventralseite zu je einer pfropfartigen Bildung zusammen, die sich nach anal in einen Zellstrang, den sog. Genitalstrang, fortsetzt. Zellpfropf und Genitalstrang bestehen aus demselben mesodermalen Zellmaterial. Der Zellpfropf liefert in seinem unteren Teil die Anlage des Eiröhrenstiels, in seinem oberen Teil die Follikelzellen. Der Genitalstrang stellt die Anlage des mesodermalen Teiles des Ausführganges dar. Um eine erste Gonadenhülle wird später eine zweite, auch aus Mesodermzellen bestehende Hülle, angelegt.

Postembryonale Entwicklung: In der jungen Raupe differenzieren sich die Oogonien in Ei- und Nährzellen (SEILER 1929). Nach dem Stadium der halberwachsenen Raupe dringen Follikelzellen in die Keimfächer ein und ordnen sich um Ei und Nährzellen. Dadurch entstehen die Eikammern, die bis ins Stadium der alten Puppe mächtig heranwachsen und die gemeinsame Hülle der vier Eiröhren sprengen.

In der erwachsenen Raupe enden die beiden Genitalstränge am hinteren Rande des siebenten Segmentes (BEYER 1940). In der Vorpuppe treten sie mit der ectodermalen Anlage in Verbindung und erhalten ein Lumen, worauf in der Puppenzeit die histologische Differenzierung erfolgt.

b) *Die ectodermalen Teile.*

Ueber die Entwicklung der ectodermalen Ausführwege ist bei *Solenobia* ausser der Tatsache, dass die junge Raupe im 7., 8. und 9. Abdominalsegment Imaginalscheiben hat, wenig bekannt. Erst anhand späterer Entwicklungsstadien (Puppenstadien) stellt BEYER (1940) fest,

dass aus dem Abschnitt, der aus den Imaginalscheiben des 9. Sternites hervorgeht, sich die Kittdrüse und der Endabschnitt des Oviductes entwickeln, ferner, dass das Receptaculum seminis und die Bursa mit den 3 Gängen aus den Anlagen des 8. Sternites hervorgehen. Aber auch diese Angaben beruhen nur auf vorläufigen Beobachtungen. Wie bereits gesagt, steht eine spezielle Untersuchung darüber vor dem Abschluss. Die Verhältnisse sind wohl bei andern Schmetterlingen bekannt (Verson und Bisson, 1896, *Bombyx mori*, Du Bois, 1931, *Lymantria dispar*), dürfen aber selbstverständlich nicht ohne weiteres auf unser Objekt übertragen werden.

Die Entwicklung von Afterwolle, Apophysen und Intersegmentalhaut ist bei *Solenobia* im Einzelnen noch nicht studiert. Nüesch (1941) gibt eine Uebersicht über die Entwicklung der verschiedenen Organe bei *Lepidopteren* mit zeitlichen Angaben. Daraus ist zu entnehmen, dass Apophysen und Intersegmentalhaut erst in der Puppe auftreten und differenziert werden. Die Afterwolle wird am Ende des 3. Raupenstadiums angelegt und in der Puppe differenziert.

2. Genitalorgane der Männchens.

a) *Hoden und mesodermale Ausführwege.*

Die postembryonale Entwicklung der männlichen Geschlechtsorgane von *Solenobia* beschreibt Florin (1945). Seine Untersuchungen beginnen bei der 8 Wochen alten Raupe, da er erst in diesem Stadium die Geschlechter einwandfrei an den Gonaden unterscheiden konnte. Nüesch (1947) stellt jedoch schon früher Geschlechtsunterschiede fest. Diese bestehen darin, dass die Anlage des Heroldschen Organes am eben aus dem Ei geschlüpften Räupchen schon feststellbar ist, die weiblichen Imaginalscheiben aber erst später in Erscheinung treten. Ausser dieser Feststellung fehlen für *Solenobia* bis zur 8 Wochen alten Raupe eingehende Untersuchungen.

Die Reifeteilungen laufen bei *Solenobia* in der spinnreifen Raupe ab (Seiler 1929). Daran schliesst sich die Spermiogenese, die kurz vor der Verpuppung beginnt und kurz darnach zu Ende ist. Gleichzeitig erfolgt die Verschmelzung der beiden Hoden.

In der 8 Wochen alten Raupe ist jeder Hoden mit der Anlage der ectodermalen Geschlechtsorgane, dem sog. Herold'schen Organ, durch einen Zellstrang verbunden (Florin 1945). Diese sog. Gonoducte stellen die ersten Anlagen der Vasa deferentia dar und weisen im distalen Teil, in der 19 Wochen alten Raupe, die ersten sichtbaren Differenzierungen der Anhangdrüsen und der paarigen Anlagen des später unpaarigen Vas def.-Abschnittes auf. Die morphologische Ausgestaltung all dieser Organe erfolgt in den ersten 3 Puppentagen, und nach dem 7. bis 8. Puppentage ist auch die definitive Struktur der Gewebe hergestellt.

Der paarige und der unpaarige Teil des Vas def. sowie die beiden Anhangdrüsen sind somit mesodermal.

b) *Die ectodermalen Teile.*

Bei allen Autoren herrscht darin Uebereinstimmung, dass die erste Anlage des Herold'schen Organes in Form einer ventralen, unpaaren medianen Hypodermisfaltung des 9. Segmentes erfolgt (Florin 1945 zit. Zick, 1911; Verson und Bisson, 1896, Kosminsky, 1935, Du Bois, 1931). In der 8 Wochen alten Raupe ist das Herold'sche Organ bereits ein schlank ausgezogenes Organ und mündet am Hinterende des 9. Sternites an die Hypodermisoberfläche. Die ersten Differenzierungen beginnen nach der 13. Woche und führen bis zur 16.—19. Woche zu Penis und Valvenanlagen. Nach der 19. Woche ist auch die Anlage der Penistasche morphologisch abgrenzbar. In der spinnreifen Raupe wird dann aus der Penisanlage ein kurzer gedrungener Penis, der an seiner hohlen Basis in den Ductus ejaculatorius übergeht. In der Vorpuppe werden die Valven an die Körperoberfläche verlagert. Die eigentliche Ausgestaltung der ectodermalen Anlagen des Kopulationsapparates (Bildung der Valven und Valvenhaken, Auswachsen von Penis und Ductus ejaculatorius) erfolgt in den 3 ersten Puppentagen. Erst am 4. Tage nach der Verpuppung beginnt die Ausbildung der besonderen histologischen Strukturen (Borsten der Valven, Schaumstruktur der Tegumenunterseite) und deren Chitinisierung.

V. HOMOLOGIEN

Neben der Kenntnis der Entwicklung der einzelnen Organe ist zur Deutung der intersexen Organausbildung wichtig zu wissen, welche Teile des Männchens ein Homologon im weiblichen Geschlecht haben und welchen Teilen eine entsprechende Bildung im andern Geschlecht fehlt.

Homolog sind ohne Zweifel Augen, Fühler, Beine und Flügel, da sie aus entsprechenden Imaginalscheiben hervorgehen. Ferner entspricht dem 7. weiblichen Sternit, der Afterwolle trägt, der 7., durchgehend chitinisierte männliche Sternit. Der beim Männchen glatten Intersegmentalhaut zwischen dem 7. und 8. sowie dem 8. und 9. Segment, entspricht ausserdem die weibliche Intersegmentalhaut, die mit Börstchen versehen ist. Was den Kopulationsapparat anlangt, sind die Verhältnisse unsicher, da die Entwicklung noch nicht bis in alle Einzelheiten untersucht ist. Angaben finden sich für *Lymantria* bei Du Bois (1931), Goldschmidt (1931, 1934), Kosminsky (1935), für *Solenobia* bei Florin (1945). Heberdey

(1931) gibt eine Uebersicht über sämtliche Insekten. Die Vorstellungen, die in dieser Literatur entwickelt werden, sind in der nachstehenden Tabelle zusammengestellt.

Tabelle 3.

Homologien.

Weibliche Organe	Mânnliche Organe
Proximaler Teil der mesodermalen Ausführwege.	Proximaler Teil der mesodermalen Ausführwege.
Distaler Teil der mesodermalen Ausführwege.	—
—	Distaler Teil der mesodermalen Ausführwege.
Die beiden Imaginalscheiben des 8. Segmentes.	—
Die beiden Imaginalscheiben des 9. Segmentes.	Herold'sches Organ.
4 Eiröhrenstiele.	4 Endampullen.
Oeffnung des Ductus Bursae im 8. Segment.	—
Geschlechtsöffnung des 9. Sternites.	Geschlechtsöffnung des 9. Sternites.
9. Tergit.	Tegumen.
8. Sternit.	Ventraler Teil des Ringes (Vinculum).
1. und 2. Apophysen.	—
Ovar (Weibliche Keimdrüse).	Hoden (Männliche Keimdrüse).

Florin (1945) glaubt nicht an eine Homologie zwischen den beiden Imaginalscheiben des 9. weiblichen Sternites und dem H. O. des Männchens. Er begründet dies dadurch, dass die ersten sichtbaren Anlagen dieser Organe in den beiden Geschlechtern nicht gleich sind. Auch aus der bereits erwähnten Feststellung von Nüesch (1947), dass die Anlage des H. O. im ersten, die entsprechenden Imaginalscheiben beim Weibchen erst in einem späteren Raupenstadium sichtbar werden, geht hervor, dass diese Organe

soviel wie sicher nicht homolog sind. Dazu kommen die Erfahrungen an Intersexen, die ebenfalls strikte gegen eine Homologie sprechen.

Was im einzelnen die vorliegende Arbeit an neuen Tatsachen bringen wird, muss später berichtet werden.

VI. DIE KLASSIFIKATION DER EINZELNEN MERKMALE

Wie bereits erwähnt, wurde es notwendig, diejenigen Organe, die nicht oder nur ungenau messbar sind, in eine Reihe, die vom normalen weiblichen zum normalen männlichen Geschlecht führt, einzuordnen. Dies lässt sich leicht durchführen. Die Untersuchungen der Arbeiten von Nüesch und Beyer behandelten die mehr weibliche Seite der intersexen Reihe, an die ich im intermediären Bereich leicht Anschluss fand, sodass an einer lückenlosen Reihe vom einen zum andern Geschlecht Klassengrenzen in regelmässigen Abständen gelegt werden konnten. Die so erhaltenen Klassifikationen sollen nun für jedes Organ gesondert besprochen werden.

1. Die Afterwolleareale.

Das siebente Segment des normalen Weibchens trägt ventral ein grosses Areal mit Haaren, das sog. Afterwolleareal, das sich beidseitig lateral ausdehnt (Vergl. Abb. 1 *a*). Im männlichen Geschlecht fehlt davon jede Spur. Bei den F_1-Tieren finden sich nun erwartungsgemäss alle Afterwollearealgrössen von normal weiblicher Ausbildung bis zu sehr kleinen Flächen. Die Situation liegt aber so, dass das siebente Segment bei Intersexen ventral und lateral ein Mosaik darstellt aus Arealen ohne Afterwolle und solchen mit Afterwolle. Ein Mosaik also von weiblichen und männlichen Partien (Vergl. Abb. 9 *b*), wie es auch bei der Intersegmentalhaut zwischen dem 7. und 8. sowie dem 8. und 9. Segment vorhanden ist, worauf Seiler (1949) erstmals hinwies. Die Klassifikation erfolgte anhand der Summe der Afterwolle-Arealgrössen (Planimetermessungen). Die Wollhaare, die sehr schwer zu beurteilen sind, wurden nicht berücksichtigt. Es scheint aber, dass, wenn Afterwolle ausgebildet wird, sie ebenso ist wie beim normalen Weibchen. In den nachfolgenden Zeichnungen wurden nur die Areale eingetragen.

I. Kl.	Areal weiblich	0%	intersex
II. Kl.	,, bis 3/4 der weiblichen Grösse	20%	,,
III. Kl.	,, 1/2–3/4 ,, ,, ,,	40%	,,
IV. Kl.	,, 1/4–1/2 ,, ,, ,,	60%	,,
V. Kl.	,, bis 1/4 ,, ,, ,,	80%	,,
VI. Kl.	,, fehlt (männlich)	100%	,,

2. Die Intersegmentalhaut.

Zwischen dem 8. und 9. Abdominalsegment liegt, wie bereits erwähnt, beim normalen Weibchen eine ausgedehnte Intersegmentalhautfalte, die mit feinen, nach rückwärts gerichteten Börstchen dicht besetzt ist (Vergl. Abb. 1 *a* und 3. B. 9). Auch zwischen dem 7. und 8. Segment findet sich, jedoch in geringerer Ausdehnung, solche Intersegmentalhaut, deren Borstenspitzen aber nach vorwärts schauen. Für die Klassifikation wurde nur die Intersegmentalhaut zwischen dem 8. und 9. Segment berücksichtigt, da sie beim Normaltier und entsprechend bei den Intersexen wesentlich umfangreicher ausgebildet ist. Im männlichen Geschlecht werden die beiden Segmente durch eine kurze, glatte Haut verbunden. Die typischen weiblichen Börstchen treten nun bei weibchenähnlichen F_1-Tieren im Allgemeinen in nahezu normaler Ausdehnung auf, bei mittleren Intersexen auf kleineren meist gefalteten Flächen, mosaikartig unterbrochen von glatten männlichen Arealen, und bei männchenähnlichen Tieren sind nur noch kleine, ein- oder ausgestülpte Säckchen weiblicher Intersegmentalhaut in männlichem Areal vorhanden. Wie bei den Afterwollearealen wurde die Flächenausdehnung der weiblichen Intersegmentalhaut (Planimetermessung) klassifiziert. Die für die Afterwolle oben angeführte Reihe gilt somit auch für die Intersegmentalhaut.

3. Der Tergit IX.

Der Tergit des neunten Segmentes ist in den beiden Geschlechtern sehr verschieden gebaut. Beim Weibchen ist er langgestreckt und schwach chitinisiert, beim Männchen bildet er ein Dach über der Genitaltasche, das sog. Tegumen und ist stärker chitinisiert (Abb. 1 *b*). Die intersexen Zwischenformen dieses Merkmals wurden von Nüesch 1941 beschrieben. In meinem Untersuchungsmaterial finden sich entsprechende Bildungen, weshalb ich die

Klassifikation von Nüesch übernahm (Nüesch 1941, S. 422). Der obere Bereich (Klasse V) musste ergänzt werden, da Intersexe, die fast rein männlich sind, relativ häufig Tegumen zur Ausbildung bringen, deren Dach an der höchsten Stelle quer geknickt ist, sodass das Tegumen zwischen die beiden Valven hineinragt (Vergl. Abb. 7 *a*). Dass es sich dabei nicht um eine Bildung handelt, die auch beim normalen Männchen auftritt, schliesse ich daraus, dass ich an allen von mir untersuchten normalen Männchen (Ausgangstiere zu den Kreuzungen) nie eine entsprechende Tegumenform fand. (Vergl. dagegen S. 32.) Auch für dieses Merkmal wurden 6 Klassen gebildet.

I. Kl. Weiblicher Bau . . . . 0% intersex

II. Kl. Form fast ganz weiblich. Analöffnung mit braunem Chitinfleck. Analende der Apophysen fleckig . . . . 20% ,,

III. Kl. Segment beträchtlich kürzer als beim Weibchen. Grössere braune Flecken, die gegen die anale Segmentmitte zusammenlaufen . . . 40% ,,

IV. Kl. Tergit fein geriffelt. Segment gedrungen, tegumenähnlich (3. B. Abb. 13 *c*) . . . . 60% ,,

V. Kl. Tergit tegumenförmig: . . . . 80% ,,

a) Mit Chitinisierungstörungen. Ende zweigespalten (3. B. Abb. 9 *a*).

b) Ohne Chitinisierungsstörungen, Tegumendach geknickt (3. B. Abb. 7 *a* und 7 *c*).

VI. Kl. Tegumen normal männlich . . . . 100% ,,

4. Die ersten Apophysen (Ap_1).

Im achten Segment sitzen beim normalen Weibchen lateral des Bursabogens (Abb. 1 *a*) beidseitig stark chitinisierte Stäbe, die ersten Apophysen, die nach vorn über den Segmentrand hinaus ins Abdomen hineinragen. An der Segmentgrenze treffen sie zusammen mit einem Chitinfortsatz des achten Tergites, mit dem sie gelenkig verbunden sind. Eine zu diesem Organ homologe Bildung ist im männlichen Geschlecht augenscheinlich nicht vorhanden. Mit steigender Intersexualität ist daher eine sukzessive Grössenabnahme der ersten Apophysen festzustellen. Die verschiedenen Ausbildungsformen werden von Nüesch (1945, S. 418) eingehend beschrieben. Ich benütze daher seine 6 Klassen.

I. Kl.	Weiblicher Bau	0% intersex
II. Kl.	Leichte Störung an den analen Leisten, kürzerer Vorderteil	20% ,,
III. Kl.	Zusammenhang zwischen den einzelnen Teilen gestört, ein Analteil kann fehlen (3. B. Abb. 15 *c*)	40% ,,
IV. Kl.	Alle drei Teile klein und meistens getrennt. Vorderteil vorhanden (3. B. Abb. 13 *a*) . . .	60% ,,
V. Kl.	Vorderteil fehlend. Hintere Leisten sehr klein, zum Teil nur stärkere Chitinisierung des lateral vorderen Sternitrandes (3.B. Abb. 11*c*)	80% ,,
VI. Kl.	Männlicher Bau. Apophyse fehlt ganz	100% ,,

Einige Tiere liessen sich nicht leicht einordnen, da sie nicht symmetrisch sind, d. h., auf der einen Seite einen weiblicheren Bau als auf der anderen Seite aufweisen. In solchen Fällen wurde für die Klassifikation das Mittel genommen.

5. Die zweiten Apophysen (Ap_2).

Das schwach chitinisierte neunte Segment des Weibchens wird dorsal durch Chitinleisten, die zweiten Apophysen gestützt, die wie die ersten Apophysen nach vorn über den Segmentrand hinaus weit ins Abdomen hineinragen (Abb. 1 *a*). Ausserdem finden sich im gleichen Segment zwei weitere, kürzere Stützelemente, die beiden Chitinstäbe, die im Folgenden jedoch nicht berücksichtigt werden.

Das männliche Tegumen ist gleichmässig chitinisiert, ohne besondere Verstärkungsleisten. Je männlicher daher der Gesamthabitus der intersexen Tiere ist, desto kleiner und unvollkommener sind die zweiten Apophysen ausgebildet. Der proximale Teil ist bei weibchenähnlichen Tieren meist kürzer als beim normalen Weibchen, und der distale Abschnitt verbreitert sich zu unregelmässigen Chitinstreifen.

Bei intermediären Intersexen ist der anale Apophysenteil zu Flächen mit variabler Form ausgebildet, und nach vorn ragt nur noch ein kleiner Fortsatz. Männchenähnliche Tiere schliesslich weisen oft nur noch ein kurzes analdorsales Apophysenstück auf, meist mit einem kurzen Fortsatz (Vergl. Nüesch 1945, S. 423). Dieser Folge entsprechend wurden 6 Klassen gebildet.

I. Kl.	Weiblicher Bau	0% intersex
II. Kl.	Kürzerer Vorderteil. Mediale Verbreiterung. Anal gelegentlich aufgeteilt	20% ,,
III. Kl.	Vorderteil nur kurz. Segmentaler Teil stark verbreitert	40% ,,
IV. Kl.	Braune Chitinplatte an der vorderen Lateralecke des Tergites. Vorderer Fortsatz vorhanden	60% ,,
V. Kl.	Nur kurzer Zacken oder stärker chitinisiertes Feld lateral am Tergit (3. B. Abb. 9 *a*, 13 *a*).	80% ,,
VI. Kl.	Apophyse fehlt. Männlicher Bau	100% ,,

6. Das Herold'sche Organ und seine Derivate (H. O.).

Die ectodermalen Teile des männlichen Genitalapparates gehen aus der Imaginalanlage des neunten Segmentes hervor (Vergl. Kap. IV, Entwicklung), dem sog. Herold'schen Organ. Aus dem proximalen Teil dieser Bildung entsteht bei *Solenobia* Penis, Penistasche und Ductus ejaculatorius, und aus dem distalen Teile entwickeln sich die Valven (Vergl. Abb. 1 *b*). Diese Teile bilden zusammen den Kopulationsapparat. Im Folgenden fasse ich oft alle Derivate des H. O. zusammen und spreche dann einfach vom Heroldschen Organ.

Den Ablauf der Entwicklungsvorgänge beim normalen Männchen beschreibt, wie bereits erwähnt, Florin 1945. Er vergleicht ferner die von Nüesch (1941, S. 426 und 427) beschriebenen H. O. mit den Stadien der Normalentwicklung und gelangt dabei zur Feststellung, dass die Entwicklung der *Solenobia*-Intersexe weder im Sinne des Goldschmidt'schen Zeitgesetzes (weibliche Entwicklungsphase — Drehpunkt — männliche Entwicklungsphase), noch nach der Theorie von Baltzer (retardierte Entwicklung inter-

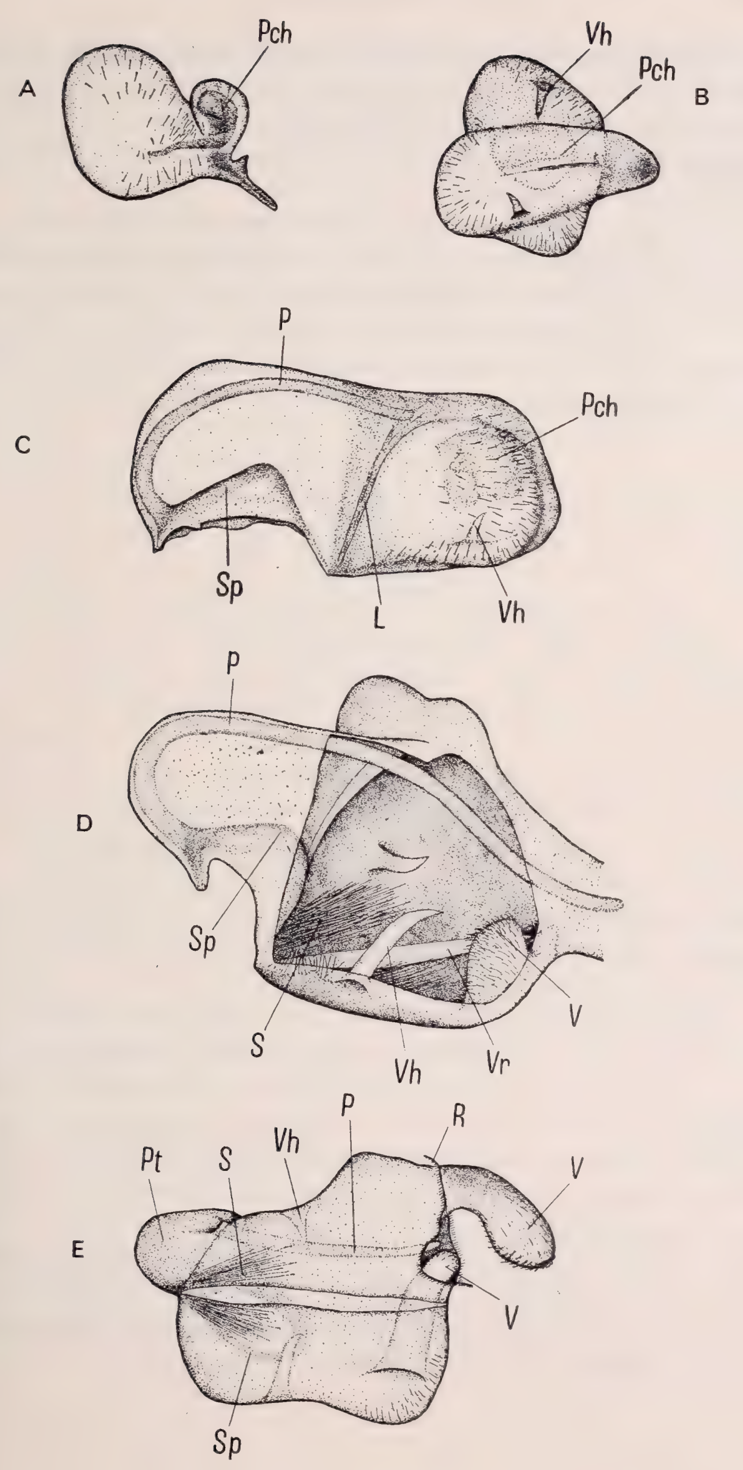
---

Abb. 5.

Herold'sche Organe aus *Solenobia*-Intersexen. Vergr. 70 ×. Nach Nüesch.

a) Kleine Blase frei im 8. Segment, von ventral.
b) Blase mit 2 Valvenhaken, frei im 8. Segment, von ventral.
c) Blase mit Penis und Valvenhaken, frei im 8. Segment von links.
d) Blase von dorsal links, dorsale Wand als Fenster teilweise entfernt.
e) Blase mit Oeffnung ventral im 9. Segment.

L	= innere Chitinleiste der Valven	R	= Ring
P	= Penis	Sp	= Spange
Pch	= Puppenchitin	V	= Valvenende
Pt	= Penistasche	Vh	= Valvenhaken
S	= Schuppen	Vr	= Valvenrand


A
Pch
Vh
Pch
B
P
Pch
C
Sp
L
Vh
P
D
Sp
S
Vh
Vr
V
Pt
S
Vh
P
R
V
E
V
Sp

sexueller Organe), erfolgt. FLORIN (1945, vergl. S. 416) glaubt, dass es sich bei den Derivaten des H. O. um Partialbildungen handelt. Darunter versteht er Bildungen, die aus unvollständigen Anlagen hervorgehen, die aber eine normale, keine retardierte Entwicklung durchmachen.

Eine morphologische Reihe von intersexen H. O. hat NÜESCH (1941) aufgestellt (Vergl. Abb. 5). Sie beginnt mit kleinen Chitinblasen und führt über komplizierte Gebilde zu H. O., die denjenigen der normalen Männchen ähnlich sind. Da NÜESCH, wie bereits erwähnt, zur Untersuchung nur wenige männchenähnliche J.-Tiere zur Verfügung standen, war zu erwarten, dass bei der Bearbeitung

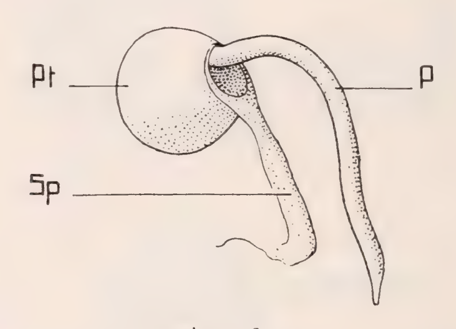


ABB. 6.
Penis eines intermediären F_1-Tieres. Vergr. 70×.
(J_6, Mittlerer J.-Grad = 66,0%).
P = Penis Pt = Penistasche Sp = Spange

des mehr männlichen Bereiches weitere intersexe Typen gefunden würden. Dies traf nun auch zu. Im Folgenden sei darüber das Wesentliche gesagt.

Für meine Untersuchungen wurden, wie bereits erwähnt, nur intermediäre und männchenähnliche J.-Tiere ausgewählt. Es ist daher verständlich, dass H. O., wie sie NÜESCH (1941) für weibchenähnliche Intersexe fand (Chitinblase mit Valvenhaken etc.), bei meinem Material nicht auftreten. Diejenigen Intersexe jedoch, die anhand der äusseren Morphologie dem intermediären Bereich angehören, besitzen gleiche komplizierte H. O. wie sie schon NÜESCH für intermediäre bis männchenähnliche J.-Tiere aufzeichnete. Unter den mehr männlichen Tieren fand ich nun bei drei Exemplaren H. O. mit noch nicht bekannten Ausbildungsformen. Ihr Bau sei daher kurz beschrieben.

Die Valven sind beidseitig vollständig ausgestülpt. Ihre Enden biegen sich jedoch stark einwärts, und der distale Teil ist auffallend schmächtiger als beim Normaltier. Valvenhaken und Borsten sind von denen der P.-Männchen nicht zu unterscheiden. Der Penis jedoch (Abb. 6, J_6) ist ausserordentlich kurz und spannt nicht wie beim Normaltier eine weite Penistasche aus, sondern führt in eine verhältnismässig kleine Chitinblase mit enger Oeffnung. Am ventralen Rande dieser Mündung setzt die Chitinspange an, die an die Ringmitte anschliesst (vergl. das Normaltier Abb. 1).

Das eine dieser erwähnten H. O. hat gar keinen, das andere nur einen kurzen Ductus ejaculatorius, der nicht mehr in den Penis führt. Das zeigt deutlich, dass es sich hier nicht um Stadien der Normalentwicklung handeln kann.

Ordnet man die soeben besprochenen Ausbildungsstadien des H. O. den bereits bekannten Fällen ein, so sind sie unmittelbar an die Reihe von Nüesch (1941) anzuschliessen. Diese kann weiter ergänzt werden durch eine intersexe Ausbildungsform des H. O., die bei männchenähnlichen Intersexen sehr häufig auftritt. Es handelt sich dabei um H. O., bei denen die Valven vollständig oder nahezu normal ausgebildet sind, der Penis jedoch kürzer ist als beim Normaltier.

Die H. O. im intermediären Bereich sind ausserordentlich kompliziert gebaut. Bald ist der proximale Teil gut, der distale nur wenig ausgebildet oder umgekehrt, oder beide Teile weisen eine ungefähr gleiche Organisationsstufe auf. Um für die Klassifikation des H. O. trotzdem einen möglichst guten Intersexualitätswert zu erhalten, klassifizierte ich die Derivate Valven (distaler Teil des H. O.) und den Penis (proximaler Teil des H. O.) getrennt.

Von jedem Tier wurde der Penis gemessen und der dazugehörige Intersexualitätsgrad berechnet (Siehe Tabellen A und B im Anhang).

Die Valven wurden wie folgt klassifiziert:

I. Kl.	Valven nicht vorhanden	0% intersex
II. Kl.	Valven (Valvenanlagen) in geschlossener Herold'scher Blase	20% ,,
III. Kl.	Valven (Valvenanlagen nicht ausgestülpt, in offener Herold'scher Blase (3. B. Abb. 13 *c*) .	40% ,,
IV. Kl.	Valven nur teilweise ausgestülpt und unvollständig entwickelt (Valven kurz oder nur kleine Höcker, Valvenhaken nicht vorhanden oder nicht normal (3. B. Abb. 11 *a*)	60% ,,

V. Kl.	Valven ausgestülpt mit annähernd normaler Ausdehnung, mit schmächtigen und eingebogenen Enden (3. B. Abb. 11 *c*, 12 *a*) . . .	80%	,,
VI. Kl.	Valven mit normaler Ausdehnung, männlicher Bau (3. B. Abb. 7 *a*)	100%	,,

Einige Valven, die in die Klasse VI normal männlich 100% gestellt wurden, scheinen etwas kleiner oder schmächtiger als rein männliche Valven. Um festzustellen, ob tatsächlich eine Abweichung von der Normalausbildung besteht, wäre eine genaue Messung notwendig. Da jedoch meine Tiere vollständig geschnitten werden mussten, durften die Valven nicht wegpräpariert werden, was zu einer genauen Auswertung notwendig wäre. Es ist daher zu beachten, dass mehrere Valven der Klasse VI zwischen Klasse V und VI zu stellen, also etwa 90% zu bewerten wären.

Das arithmetische Mittel aus den beiden Abschnitten des H. O. (Valven und Penis), führt nun jeweils zu einem Wert für das H. O. als Ganzes, der die tatsächlichen Verhältnisse gut wiedergibt.

Es versteht sich von selbst, dass der Mittelwert eines Organes genauer wird, je mehr Derivate bewertet werden können. Im vorliegenden Fall musste die Bewertung von Penistasche und Ductus ejaculatorius wegfallen, da erstere sehr schwierig zu bewerten ist und der letztere bald vorhanden ist, bald fehlt.

7. Die ectodermalen weiblichen Genitalorgane.

Die ectodermalen Genitalorgane beim Weibchen setzen sich zusammen aus: Bursa, Receptaculum seminis, Kittdrüse und unpaarem Oviduct. Wie weit der ectodermale Teil des letzteren Abschnittes reicht, ist für *Solenobia* noch nicht untersucht. Nach Verson und Bisson (1896) ist bei *Bombyx mori* der ganze unpaare Oviduct bis zur Gabelung in die beiden Aeste ectodermal, der paarige Teil mesodermal.

Die erwähnten Abschnitte lassen sich bei den Intersexen nicht immer so leicht auseinanderhalten wie bei den Normaltieren. Dies hat seinen Grund darin, dass die einzelnen Organe bei den intermediären Zwischenstufen ausserordentlich kompliziert ausgebildet sein können. Im männlichen Bereich der intersexen Reihe sind meistens weibliche Teile nur als kleine Stücke vorhanden, häufig ohne Zusammenhang, sodass die topographischen Verhält-

nisse bei der Identifizierung der Teile zum vornherein nicht in Betracht kommen. In solchen Fällen kann ein Organ nur noch anhand der Histologie identifiziert werden. In meinem Material liegt aber kein Fall vor, bei dem man den männlichen und den weiblichen Anteil nicht eindeutig auseinanderhalten kann.

Die verschiedenen Teile, die zusammen den weiblichen ectodermalen Genitalapparat liefern, treten nun, wie später gezeigt wird, innerhalb der intersexen Reihe sehr unregelmässig auf. Bald ist das eine Organ gut entwickelt und ein anderes weniger, oder es fehlt ganz; bald mischen sich mehrere Teile zu einem unregelmässigen Gebilde. Die ectodermalen weiblichen Genitalorgane konnten daher nicht getrennt klassifiziert werden, sondern wurden nur als Ganzes mengenmässig beurteilt.

I. Kl.	Ect. weibliche Teile	normal	0%	intersex
II. Kl.	,, ,, ,,	annähernd normal, top. od. hist. wenig vom Normaltier abweichend	20%	,,
III. Kl.	,, ,, ,,	vorhanden aber unvollständig	40%	,,
IV. Kl.	,, ,, ,,	vorhanden aber stark reduziert (3. B. Abb. 11 *b*, 13 *d* und *b*)	60%	,,
V. Kl.	,, ,, ,,	nur als Reststücke einzelner Organe (Oviduct, Bursa, etc.) vorhanden (3. B. Abb. 9 *b*)	80%	,,
VI. Kl.	,, ,, ,,	nicht vorhanden	100%	,,

8. Die mesodermalen männlichen Ausführwege.

Die mesodermalen Ausführwege sind beim normalen Männchen sehr umfangreich (Abb. 4 *b*). Sie setzen sich zusammen aus den paarigen proximalen und distalen Teilen der Vasa deferentia und den ebenfalls paarigen Anhangdrüsen. All diese Teile treten nun auch bei den F_1-Tieren auf, nur sind sie mehr oder weniger unvollständig ausgebildet. Ausserdem findet sich bei Intersexen im proximalen Teil des Vas def. neben dem typisch proximalen Vas def.-Epithel weibliches Plattenepithel, das, wie schon Beyer (1940) feststellte, dem der Eiröhrenstiele und dem paarigen Teil des Oviductes enspricht. Die Zone, in der solche Einsprenglinge auf-

treten, liegt bei männchenähnlichen F_1-Tieren, wie es sich zeigen wird, kurz vor dem Uebergang des Vas def. in den Hoden. Sie erstreckt sich aber bei mehr intermediären Tieren oft nahezu auf den ganzen proximalen Teil des Vas def. Im distalen Teil des Vas def. dagegen sind keine entsprechenden Mosaikbildungen zu finden.

Auf Grund dieser Tatsache nehme ich an, dass der proximale Teil des Vas def. dem proximalen Teil der weiblichen Ausführwege (Eiröhrenstiel und paariger Oviduct) homolog ist.

Zur Klassifikation wurden die einzelnen Abschnitte getrennt beurteilt. Dies erleichtert die Gesamtbewertung, denn es treten hie und da ausserordentlich komplizierte Verhältnisse auf.

Im Folgenden seien die einzelnen Klassen kurz umschrieben.

Vas def. proximale:

Klasse		
I. Kl. Vas def. prox.	nicht vorhanden	0% intersex
II. Kl. ,, ,, ,,	nur andeutungsweise oder nur Kerne als Einsprenglinge des Eiröhrenstieles vorhanden (z.B. Abb. 15 *d*)	20% ,,
III. Kl. ,, ,, ,,	nur einseitig vorhanden (ev. zweiter Ast angedeutet), geht über in weibl. Plattenepithel (prox. Ov.) (z.B. Abb. 11 *b* u. *d*, 13 *d*)	40% ,,
IV. Kl. ,, ,, ,,	beidseitig vorhanden aber unvollständig (z.B. Abb. 13 *b*) .	60% ,,
V. Kl. ,, ,, ,,	beidseitig annähernd vollständig, geht über in weibl. Plattenepithel (prox. Ov.) od. ist sonstwie hist. gestört (z. B. Abb. 7 *d*)	80% ,,
VI. Kl. ,, ,, ,,	normal männlich	100% ,,

Vas def. distale:

Klasse		
I. Kl. Vas def. dist.	nicht vorhanden	0% intersex
II. Kl. ,, ,, ,,	vorhanden aber nur kurzes Teilstück	20% ,,
III. Kl. ,, ,, ,,	unpaar von mittlerer bis normaler Ausdehnung (z.B. Abb. 11 *b* und *d*)	40% ,,
IV. Kl. ,, ,, ,,	paarig, die eine Seite stark verkürzt	60% ,,

V. Kl. ,, ,, ,,	paarig, annähern normal jedoch schmächtig, mit Unterbrechungen oder ähnlichen Störungen (z. B. Abb. 7 *b*)	80%	,,
VI. Kl. ,, ,, ,,	mit normaler Ausdehnung . . .	100%	,,

Anhangdrüse:

I. Kl. Anhangdrüse	nicht vorhanden	0%	intersex
II. Kl. ,,	vorhanden, aber nur kleines Teilstück (z. B. Abb. 11 *d*)	20%	,,
III. Kl. ,,	vorhanden unpaar und wesentlich kürzer als normal	40%	,,
IV. Kl. ,,	vorhanden unpaar mit ungefähr normaler Ausdehnung (3. B. Abb. 11 *b*, 15 *d*)	60%	,,
V. Kl. ,,	vorhanden paarig, die eine Seite stark verkürzt	80%	,,
VI. Kl. ,,	vorhanden paarig wie beim normalen Männchen	100%	,,

9. Die mesodermalen weiblichen Ausführwege.

Die mesodermalen weiblichen Ausführwege, worunter ich Eiröhrenstiele und den paarigen Oviduct verstehe, bilden, wie bereits erwähnt, ein gleiches flaches Plattenepithel, das distal in das kubisch bis zylindrische Epithel des Anfangsteiles vom unpaaren Oviduct übergeht. Distal ist das Epithel des unpaaren Oviductes, ein mehr kubisches Plattenepithel. Der paarige Teil des Oviductes + Eiröhrenstiel stellt, wie bereits gesagt, beim Intersex ein Mosaik aus weiblichem Plattenepithel und männlichem Vas def.-Epithel dar (Vergl. vorangegangenen Abschnitt). Ich klassifiziere hier nun nur den weiblichen Anteil des Mosaikes. Eine mengenmässige Schätzung des weiblichen Materials zeigt, dass seine Ausdehnung innerhalb des intersexen Bereiches vom Weibchen zum Männchen stark zurückgeht. Weibchenähnliche J.-Tiere weisen, wie aus der Arbeit von Beyer (1940) hervorgeht, verhältnismässig normal weiblich entwickelte mesodermale Ausführwege auf. Im intermediären Bereich ist dieser ganze mesodermale Anteil sehr variabel, als Ganzes genommen bald besser, bald weniger gut entwickelt. Ausserdem sind die weiblichen Einsprenglinge bald ausgedehnter, bald dominiert das männliche Vas def.-Epithel. Bei männchenähnlichen Tieren

endlich ist der weibliche Anteil meist sehr klein und bildet nur kleine Einsprenglinge im Vas def.-Epithel.

Mesodermale weibliche Ausführwege (proximaler Oviduct).

Kl.						
I. Kl.	Mes.	weibl.	Ausführwege	normal weiblich . .	0%	intersex
II. Kl.	,,	,,	,,	in geringerer Ausdehnung als normal . .	20%	,,
III. Kl.	,,	,,	,,	verhältnismässig umfangreich, mit Vas def. Einsprenglingen (z. B. Abb. 9 *d*) . .	40%	,,
IV. Kl.	,,	,,	,,	weniger umfangreich, mit mehr Vas def. Einsprenglingen (z. B. Abb. 9 *b*) . .	60%	,,
V. Kl.	,,	,,	,,	nur noch als kleine Blasen zwischen Hoden und Vas def. vorhanden oder als kleiner Ueberrest am distalen Ende von Eiröhren (z.B. Abb. 7 *d*)	80%	,,
VI. Kl.	,,	,,	,,	nicht vorhanden . .	100%	,,

10. Die Keimdrüse.

Die Keimdrüse tritt bei den Intersexen in allen Zwischenstufen zwischen rein weiblicher und rein männlicher Ausbildung auf. Im intermediären Bereich ist dieses Organ daher oft sehr kompliziert gebaut. Die Klassifikation wird dadurch erschwert, dass weder die einzelnen Eiröhren noch die Hodenfächer unter sich deutlich voneinander abgrenzbar sind. Die Zahl der Eiröhren festzustellen ist bei den Imagines schwer oder unmöglich. Das weibliche Keimmaterial lässt sich daher einzig anhand der Zahl der reifen Eier klassifizieren. Wo solche bei meinen untersuchten Tieren auftreten, sind sie mit wenigen Ausnahmen vollständig entwickelt, d. h. von Eiern der Normaltiere nicht zu unterscheiden. Einige wenige Tiere besitzen jedoch neben gut entwickelten Eiern als seltene Ausnahme auch kleine Eizellen zwischen Nährzellenmaterial. Bei der Klassifikation dieser Fälle wurden die kleinen Eier mitgezählt und gleich bewertet wie die grossen.

Nach Beyer (1940) finden sich, wie bereits erwähnt, beim weiblichen Normaltier durchschnittlich 104 Eier. Aus den Zucht-

protokollen der letzten Jahre ist jedoch zu entnehmen, dass diese Zahl vielleicht etwas hoch gegriffen ist. Als Mittel beim Normaltier dürfte die Zahl 90 und als unterer Grenzwert die Zahl 80 den tatsächlichen Verhältnissen besser entsprechen. Die Bewertung des Eimaterials führte somit zu folgenden 6 Klassen.

I. Kl.	81 und mehr Eier	0% intersex
II. Kl.	61—80 „	20% „
III. Kl.	41—60 „	40% „
IV. Kl.	21—40 „	60% „
V. Kl.	1—20 „	80% „
VI. Kl.	0 „	100% „

Das männliche Keimmaterial der Intersexe lässt sich sehr schwer klassifizieren. Es musste rein mengenmässig geschätzt werden. Wie das geschah, geht aus der nachstehenden Klassifikation hervor.

I. Kl.	Hodenmaterial nicht vorhanden	0% intersex
II. Kl.	Spermien vorhanden, vereinzelt (z.B. Abb. 15, *b* und *d*)	20% „
III. Kl.	„ in mehreren kleinen Gruppen vorhanden (z.B. Abb. 11 *b*)	40% „
IV. Kl.	„ in oft grösseren Gruppen, jedoch noch keinen geschlossenen Hoden bildend (z.B. Abb. 11 *d*)	60% „
V. Kl.	Hoden vorhanden, aber Struktur und Ausdehnung nur annähernd normal (z.B. Abb. 9 *b*)	80% „
VI. Kl.	„ von dem eines normalen Männchens nicht zu unterscheiden	100% „

VII. DER BAU DER INTERSEXEN IMAGOTIERE (F_1-GENERATION).

1. Einteilung in Gruppen.

Wie in der Einleitung schon bemerkt, war es meine Aufgabe, solche Intersexe auf ihr Mosaik zu analysieren, die etwa zwischen intermediären Intersexen und reinen Männchen liegen. Am leichtesten zu beschreiben sind nun solche F_1-Tiere, die in ihrem Bau

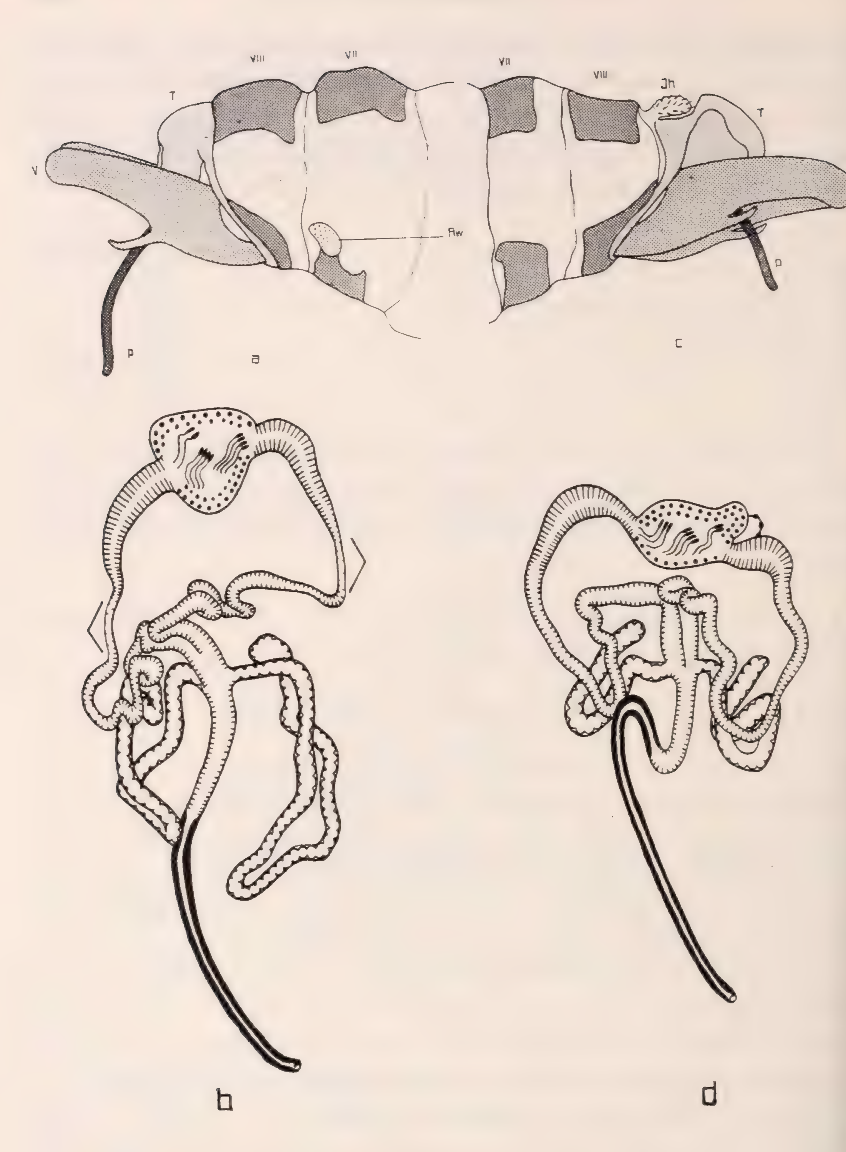


Abb. 7.

Genitalorgane von Intersexen der Gruppe 1.

a) Abdominalende von J_{24} von rechts. Vergr. 36×.
b) Keimdrüse und Ausführwege von $J._{24}$ Vergr. 47×. Dorsalansicht.
c) Abdominalende von J_{47} von rechts. Vergr. 36×.
d) Keimdrüse und Ausführwege von J_{47} Vergr. 47×. Dorsalansicht.

T = Tegumen Jh = Intersegmentalhaut
V = Valven Aw = Afterwolleareale
P = Penis > = aufgelockerte Zone

Legende zu den Rekonstruktionen siehe Abb. 3 und Abb. 4 *b*.

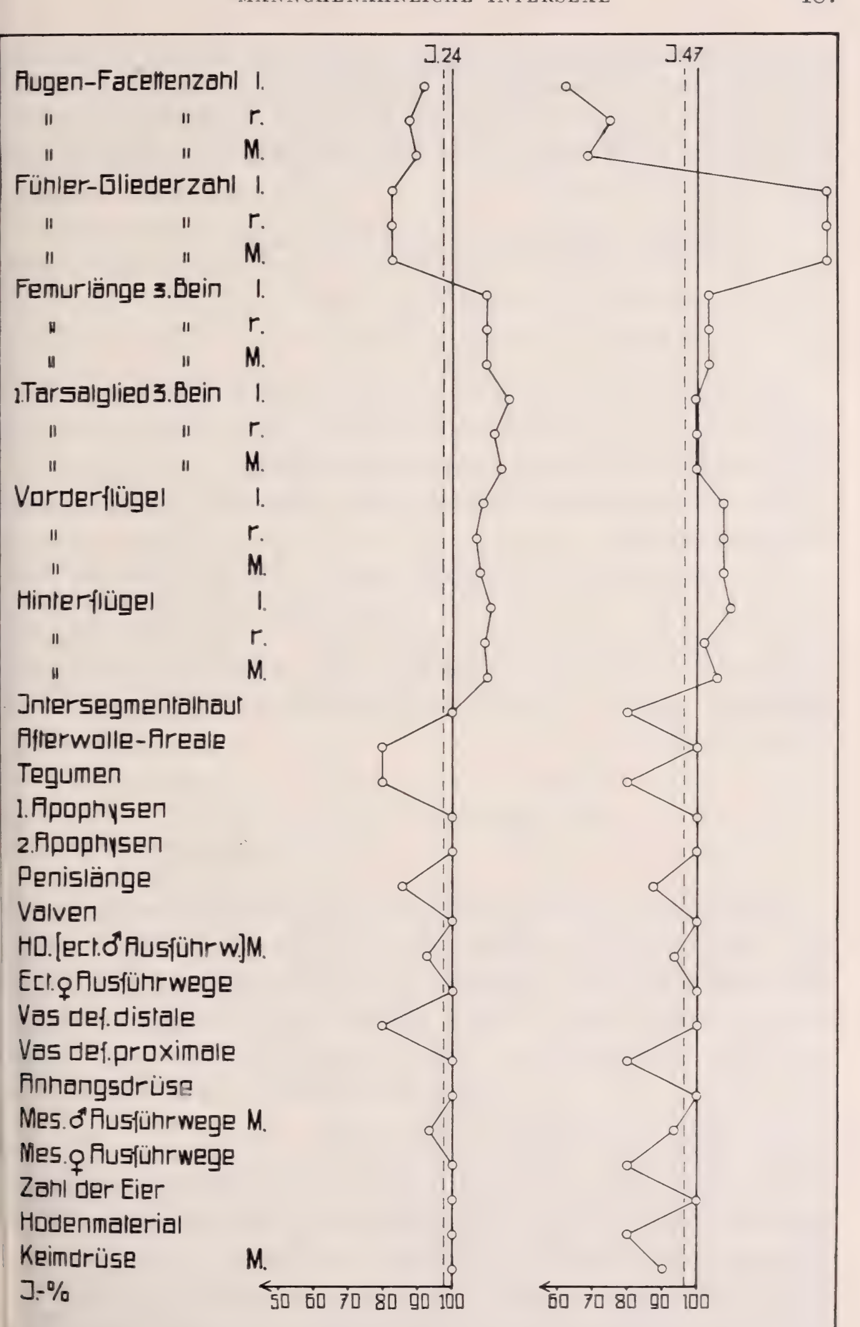


ABB. 8.

Intersexualitätswerte der einzelnen Organe von J_{24} und J_{47} in %.
– – – – – – – – – – Mittelwert der Intersexualität.

nahezu männlich sind. Kompliziert werden die Intersexe, je näher man dem intermediären Bereich kommt. Zur Vereinfachung der Beschreibung errechnete ich für die einzelnen Individuen den mittleren Intersexualitätsgrad aus allen ausgewerteten Organen und bildete folgende Gruppen:

1. Gruppe	90 — ca. 100%	intersexe	Tiere
2. ,,	80 — 90%	,,	,,
3. ,,	70 — 80%	,,	,,
4. ,,	ca. 50 — 70%	,,	,,

Den mittleren Intersexualitätswerten an sich schreibe ich keine grosse Bedeutung zu. Sie können aber dazu dienen, die Ausschläge nach beiden Seiten besser zu veranschaulichen.

Die Abgrenzung der Gruppen ist willkürlich, da die Reihe kontinuierlich ist.

Um den allgemeinen Ausbildungsgrad der Intersexe der einzelnen Gruppen zu veranschaulichen, greife ich typische Fälle heraus und bespreche sie einzeln. Dabei beschränke ich mich hauptsächlich auf die Beschreibung des Genitalapparates und vergleiche damit in graphischer Darstellung die übrigen untersuchten Merkmale.

2. Erste Gruppe, 90 — ca. 100% intersexe Tiere.

Dieser Gruppe gehören 18 Tiere an. Die meisten davon erreichen ein Gesamtmittel, das nahezu oder ganz dem der normalen Männchen entspricht (Vergl. Tabellen A und B im Anhang). Wie es sich sogleich zeigen wird, weichen jedoch sämtliche Individuen, mit Ausnahme eines einzigen, in irgend einem Merkmal vom normalen Männchen ab. Die folgenden Fälle sollen das Charakteristische dieser Gruppe veranschaulichen.

Das Aeussere der Genitalsegmente von Intersex No. 24 (Abb. 7 *a*) ist dem eines Normaltieres sehr ähnlich. Im siebenten Segment findet sich jedoch ein kleines Areal mit Afterwolle (Wolle wegpräpariert). Ausserdem weicht das Tegumen von dem der Normaltiere ab. Es ist stark gedrungen und schwach chitinisiert. Auch die Länge des Penis steht, wie aus der graphischen Darstellung (Abb. 8) hervorgeht, hinter dem normalen Mittel etwas zurück.

An allen übrigen Organen der Genitalsegmente sind äusserlich keine auffälligen Besonderheiten festzustellen.

Die Bewertung des Genitalabschnittes dieses F_1-Tieres als Ganzes lässt somit auf ein Intersex schliessen, das nur wenig vom normalen Männchen abweicht.

Keimdrüse und Ausführwege sind in einer graphischen Rekonstruktion wiedergegeben (Abb. 7 *b*). Hoden und Anhangdrüsen lassen sich nicht von denen der P.-Männchen unterscheiden. Die genaue histologische Untersuchung zeigt aber, dass das Vas def. distale stellenweise ein ausserordentlich locker gebautes Epithel aufweist (Vergleich Abb. 7 *b*). Auch ist das Vas def. in den betreffenden Zonen schmächtiger als beim Normaltier. In meinem Untersuchungsmaterial finden sich einige Fälle, bei denen der kümmerliche Bau des Vas def. distale in dieser Zone noch klarer hervortritt. Die betreffende Zone liegt an der Grenze zwischen Vas def. proximale und Vas def. distale und erstreckt sich oft auf ein ganz beträchtliches Stück des Vas def. distale.

Wie es sich später zeigen wird, treten im mehr intermediären Bereich der intersexen Reihe Individuen auf, deren Vas deferens in dieser Zone (Grenze Vas def. prox. — Vas def. dist.) vollständig durchgetrennt ist.

Damit dürfte auch für die inneren Genitalien dieses J.-Tieres gezeigt sein, dass einige Teile entsprechend dem Aeusseren intersexe Störungen aufweisen.

Zu gleichen Feststellungen führt auch die Betrachtung der Organe der übrigen Körperabschnitte. Die Gesamtverhältnisse sind aus der graphischen Darstellung der Intersexualitätsgrade aller Organe oder Organteile ersichtlich (Abb. 8). Daraus ist zu entnehmen, dass alle ausgewerteten Teile in den Variationsbereich der Normaltiere fallen (Vergl. Abb. 2). Dies gilt also sowohl für die äusseren wie für die inneren Organe.

Das Resultat dieser Analyse führt somit sum Schlusse, dass es sich bei dem vorliegenden F_1-Tier um ein Intersex handelt, das als Ganzes betrachtet nahezu normal männlich ausgebildet ist.

Ein weiterer Fall aus dieser Gruppe (J_{47}) zeigt ähnliche Verhältnisse (Abb. 7, *c* und *d*). Doch fehlt hier ein Afterwolleareal. Dagegen ist zwischen dem 8. und 9. Segment dorsal eine kleine Intersegmentalhautaussackung mit typischen weiblichen Börstchen vorhanden. Das Tegumen ist geknickt wie bei den meisten Tieren

dieser Gruppe. Auch liegt die Penislänge etwas unter dem Wert der P.-Männchen (Vergl. Abb. 2 und 8). Alle übrigen Organe sind wie beim Normaltier. Auffällig sind die übermässig eingebogenen Valvenhaken. Da bei den P.-Tieren hie und da gleiche Einkrümmungen auftreten, handelt es sich aber offenbar lediglich um eine Zufallserscheinung.

Entsprechend dem Aeusseren weisen auch die inneren Organe Abweichungen vom Normalbau auf. So ist eine kleine Blase an der Grenze zwischen Hoden und Vas def. proximale vorhanden (Abb. 7*d*) deren Epithel dem des proximalen Oviductes (Eiröhrenstiel und proximaler Oviduct) entspricht. Ungefähr die Hälfte der untersuchten Individuen dieser Gruppe weisen solche Blasen auf. Im allgemeinen liegen sie wie bei J_{47} zwischen Hoden und Vas def. Aber auch im distalen Teil des Vas def. proximale kann weibliches Plattenepithel auftreten. Ausserdem findet sich bei einem meiner untersuchten F_1-Tiere in diesem Abschnitt eine zur Hauptsache aus weiblichem Plattenepithel bestehende Brücke, die die beiden proximalen Vasa deferentia verbindet. In diese Brücke sind auch Vas. def.-Stücke eingebaut. Dass es sich dabei nicht um einen Spezialfall handelt, geht aus dem Untersuchungsmaterial von Beyer hervor, in welchem sich entsprechende Fälle vorfinden. Der dem proximalen Oviduct (Eiröhrenstiel und paariger Oviduct) entsprechende homologe männliche Abschnitt dürfte sich demnach auf den ganzen proximalen Teil des Vas def. erstrecken.

Ausser den erwähnten intersexen Bildungen sind die übrigen Organe des Genitalapparates normal männlich. Nur sind die Anhangdrüsen kürzer als normal (Abb. 7 *d*). Das Vas def. distale scheint etwas zu schmächtig; da es jedoch histologisch vom reinen Männchen nicht zu unterscheiden ist, wurde es als rein männlich taxiert. Vergleicht man also äussere und innere Morphologie des Genitalabschnittes dieses J.-Tieres, so gelangt man zur Feststellung, dass sich auch in diesem Falle beide Teile verhältnismässig gut entsprechen.

Was die übrigen Organe von J_{47} anlangt, orientiert die graphische Darstellung (Abb. 8). Nur die Fühlergliederzahl und die Augenfacettenzahl zeigen bei diesem Tier stärkere Abweichungen, Die Zahl der Augenfacetten liegt unter dem Minuswert der Variationsbreite des Männchens (Vergl. Abb. 2). Die Fühlergliederzahl liegt über dem Maximalwert. Daraus ist zu schliessen, und spätere

Feststellungen werden das bestätigen, dass vereinzelte Merkmale im Intersexualitätswert stark von den übrigen abweichen können.

Entsprechend diesen Beispielen weisen auch die übrigen Individuen dieser Gruppe Abweichungen vom Normalbau auf. Am Aeusseren des Kopulationsapparates tritt dies dadurch in Erscheinung, dass entweder das Tegumen geknickt ist, ein Afterwolleareal oder weibliche Intersegmentalhaut auftreten. Schon das Vorhandensein eines einzigen dieser Merkmale lässt darauf schliessen, dass auch die Ausführwege irgend welche intersexe Störungen aufweisen. Diese Abweichungen der inneren Organe des Genitalapparates beschränken sich nun wie diejenigen der äusseren auf einige wenige Merkmale. So kann im Vas def. proximale weibliches Plattenepithel auftreten (prox. Oviduct), das Vas def. distale auffallend schmächtig ausgebildet, an den erwähnten Stellen zwischen Vas def. proximale und Hoden vollständig durchgetrennt sein oder ein aufgelockertes Epithel aufweisen. Ausserdem zeigt sich bei J_3 die Besonderheit, dass neben Hodenfächern kurze Eiröhren auftreten, während die übrigen Organe nahezu männlich ausgebildet sind (Siehe Tab. A im Anhang).

Ueber die Kombinationen von intersexen Merkmalen, die bei den Intersexen dieser Gruppe auftreten, orientiert die Tabelle 3.

Da es sich in dieser Gruppe um Tiere handelt, die ohne genaue Untersuchung von reinen Männchen oft kaum zu unterscheiden sind, war von vornherein mit der Möglichkeit zu rechnen, dass ein Teil dieser F_1-Tiere rein männlich sein könnte.

Der Zusammenstellung der Tabelle 3 ist zu entnehmen, dass J_{18} am Genitalapparat keine feststellbaren Unterschiede vom Normaltier aufweist. Die Penislänge allerdings liegt 10% unter dem Mittel der P.-Männchen, eine Abweichung, der aber kaum besondere Bedeutung zugemessen werden darf.

Dass bei der Kreuzung von tetraploid parthenogenetischen Weibchen von *Solenobia triquetrella* mit Männchen der diploid bisexuellen Rasse neben Intersexen aller Stufen tatsächlich normale Männchen auftreten, ist auf experimentellem Wege von Seiler nachgewiesen (Vergl. Seiler, Verhandlungen des 13. internationalen Zoologischen Kongresses in Paris, Juli 1948).

Auf einen weiteren Punkt möchte ich in diesem Zusammenhang noch aufmerksam machen. Bei der Untersuchung eines *Solenobia*-Artbastarden (Seiler 1949) hat es sich nach sorgfältiger

TABELLE 4

Zusammenstellung der von Normaltier abweichenden Merkmale des Genitalapparates bei den Individuen der Gruppe 1

Merkmale	No. der Intersexe und mittlerer J.-Grad																		
	J. 23 108,2	J. 21 101,4	J. 18 101,1	J. 19 100,7	J. 46 100,1	J. 29 100,1	J. 50 99,5	J. 26 98,8	J. 24 97,5	J. 39 97,3	J. 42 97,2	J. 25 96,2	J. 47 96,2	J. 27 95,0	J. 48 93,6	J. 22 93,1	J. 3 92,0	J. 44 91,4	T+
Tegumen geknickt oder mit Chitinisierungsstörungen	+	+	—	+	+	+	+	+	+	—	+	+	+	+	—	+	—	—	13
Afterwolleareale vorhanden	—	—	—	—	+	—	—	—	+	+	+	—	—	—	+	+	—	+	7
Kleine weibliche Intersegmentalhautbläschen vorhanden	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+	+	—	—	+	+	—	5
Vas def. distale kümmerlich, ev. unterbrochen	+	+	—	+	+	—	+	+	+	+	+	+	—	—	—	+	—	—	11
Weibliches Plattenepithel im Vas def. proximale	—	—	—	—	+	+	+	—	—	+	—	+	+	+	+	—	+	+	10
Total der + ...	2	2	0	2	4	2	3	2	3	4	3	4	3	2	2	4	2	2	46

Prüfung gezeigt, dass Männchen, deren Vas def. distale unterbrochen oder sonstwie gestört ist oder deren ectodermale Kopulationsorgane Verkrümmungen aufweisen (geknicktes Tegumen, etc.), als normale Männchen gedeutet werden müssen. Es ist deshalb möglich, dass J. 23, 21, 19 und 26 (Vergl. Tab. 3) ebenfalls normale Männchen sein könnten. Alle übrigen Individuen mit Afterwolle, Intersegmentalhaut oder mit weiblichem Plattenepithel im Vas def. proximale sind aber zweifellos intersex.

Zum Schluss soll noch hingewiesen werden auf die Tabellen A und B im Anhang, die einen Ueberblick geben über alle Organe, die untersucht wurden. Zusammenfassend können wir für diese Gruppe feststellen, dass die J.-Grade aller Organe ungefähr gleich sind. Wohl zeigen hie und da einige Organe verhältnismässig starke Abweichungen vom mittleren Intersexualitätsgrad. Die Ausschläge erfolgen aber nicht immer nach derselben Seite; d. h. ein Merkmal kann innerhalb der gleichen Gruppe bald verhältnismässig stark weiblich ausgebildet sein, bald im Bereiche des normal männlichen Maximalwertes liegen. So ist bei J_{47} die Fühlergliederzahl 136,9%, bei J_{44} dagegen 25% oder es ist die Augenfacettenzahl bei J_{47} (Abb. 8) 68,8%, bei J_3 114,2%, obwohl alle diese Tiere im Mittelwert dem männlichen Mittelwert sehr nahe stehen. Beispiele gleicher Art, für andere Organe, liessen sich leicht anführen.

3. Zweite Gruppe, 80—90% intersexe Tiere (13 Tiere).

Neben den in Gruppe I bereits erwähnten intersexen Merkmalen treten nun weitere intersexe Merkmale auf, wodurch der weibliche Einschlag immer deutlicher in Erscheinung tritt. Dies sollen die folgenden Beispiele veranschaulichen.

Abb 9 *a* zeigt das Aeussere des Genitalapparates von J_{30} (M = 87,8%). Zwischen dem 8. und 9. Segment steht ein verhältnismässig grosses Intersegmentalhautbläschen vor. Im 7. Segment liegt ein Afterwolleareal, und das Tegumen weist starke Chitinisierungsstörungen auf. Erstmals tritt hier nun beidseitig am hinteren Rande des Ringes dorsolateral ein kleiner Chitinzacken auf. Es handelt sich dabei, wie spätere Beispiele zeigen und auch Nüesch (1941) feststellte, um Andeutungen der zweiten

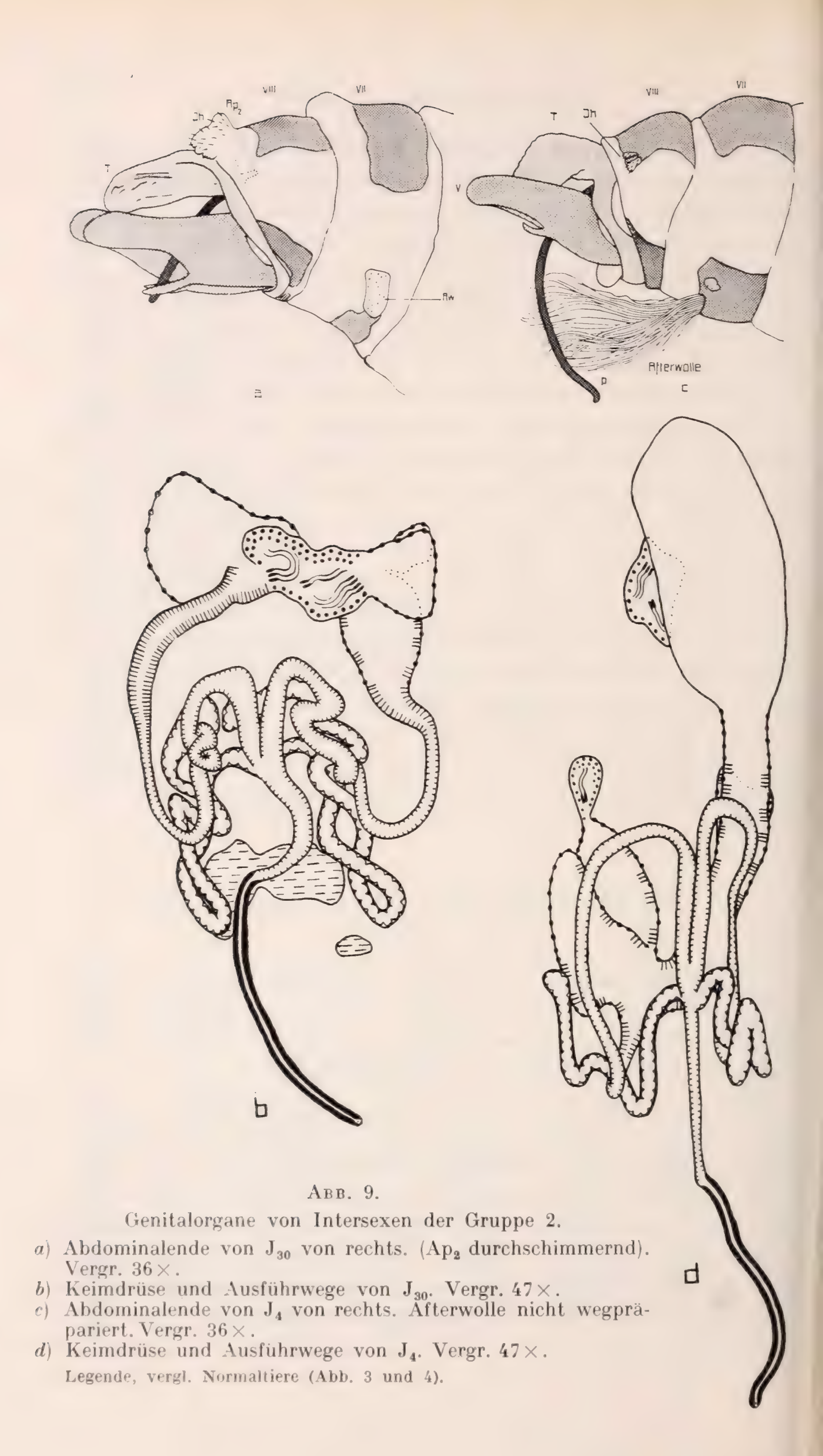


ABB. 9.

Genitalorgane von Intersexen der Gruppe 2.

a) Abdominalende von J_{30} von rechts. (Ap_2 durchschimmernd). Vergr. 36×.
b) Keimdrüse und Ausführwege von J_{30}. Vergr. 47×.
c) Abdominalende von J_4 von rechts. Afterwolle nicht wegpräpariert. Vergr. 36×.
d) Keimdrüse und Ausführwege von J_4. Vergr. 47×.

Legende, vergl. Normaltiere (Abb. 3 und 4).

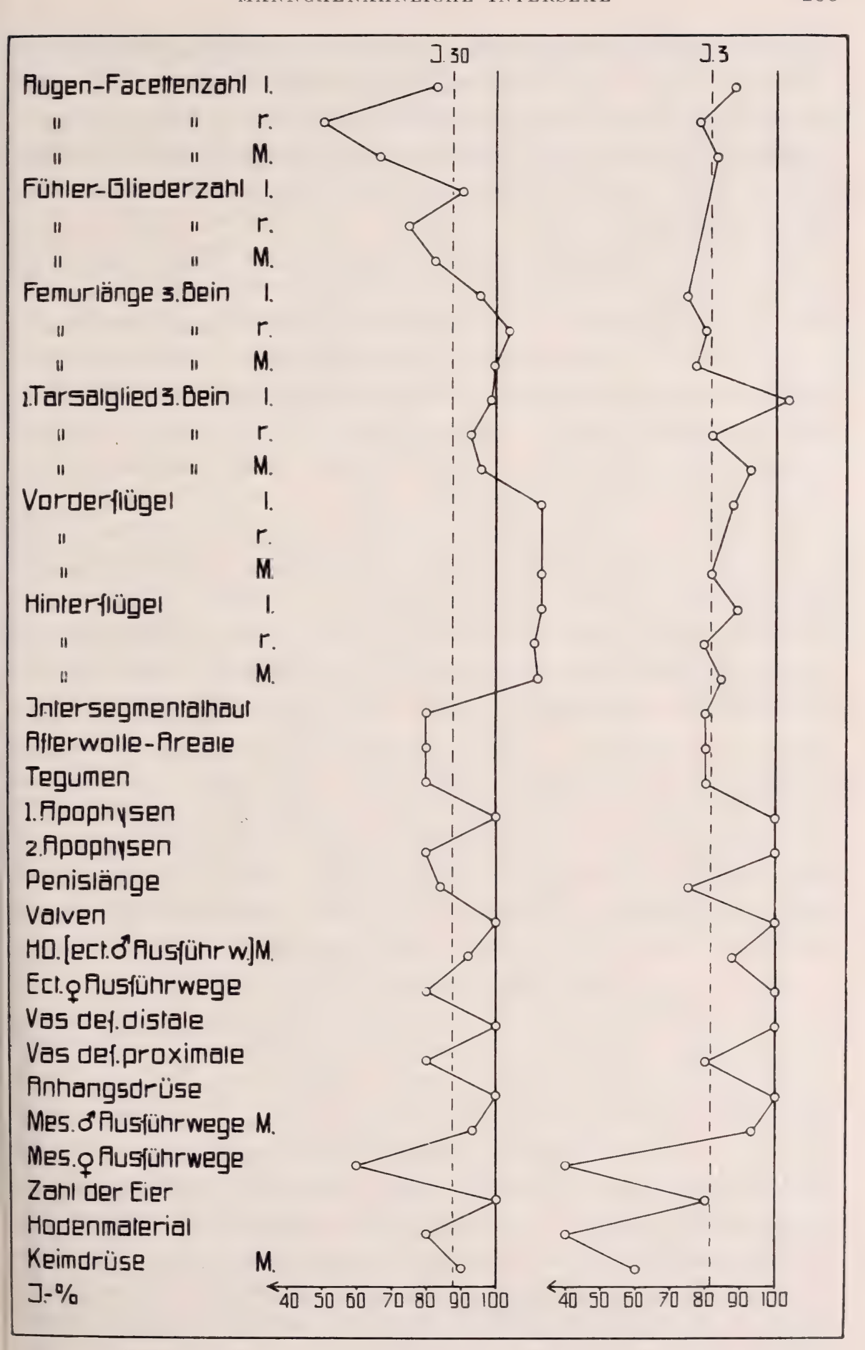


ABB. 10.

Intersexualitätswerte der einzelnen Organe von J_{30} und J_4 in %.
– – – – – – – – – Mittelwert der Intersexualität.

Apophysen (Ap_2), Organe also, die nur im weiblichen Geschlecht auftreten. Ausser diesen Abweichungen vom Normaltier ist auch der Penis zu kurz und das Abdomen wesentlich dicker als beim normalen Männchen. Der Genitalapparat ist somit deutlich weiter entfernt vom normalen Männchen als derjenige der Individuen der ersten Gruppe.

Ebenso abweichend ist der Bau der inneren Organe (Abb. 9 *b*). Die männlichen Ausführwege sind im distalen Teil vom Normaltier nicht zu unterscheiden. Im proximalen Teil dagegen haben wir, anschliessend an den Hoden, beidseitig blasige Erweiterungen. Diese bestehen zunächst aus weiblichem Plattenepithel und dann auf der rechten Seite aus einem Mosaik von weiblichem Plattenepithel und männlichem Vas def.-Epithel. Auf der linken Seite scheint reines Vas def.-Epithel zu sein.

Besonders charakteristisch für diese Gruppe ist aber vor allem das Auftreten von ein bis mehreren Teilstücken der ectodermalen weiblichen Genitalien. Solche finden sich bei mehr als der Hälfte der Individuen dieser Gruppe in Form von kleinen bis grösseren Einsprenglingen ohne Verbindung mit den übrigen Organen und teilweise ohne Verbindung unter sich. Meistens liegen sie lagemässig im Bereich des Ductus ejaculatorius und sind, wie bereits erwähnt, im allgemeinen anhand der Histologie eindeutig als Bursa, Rec. sem., Kittdrüsen oder Oviductstücke identifizierbar. Das Vorhandensein solcher ectodermaler weiblicher Organteile zeigt deutlich, dass auch bei den inneren wie bei den äusseren Organen des Genitalapparates der weibliche Einschlag nun stärker ist als bei den Individuen der ersten Gruppe. Bei J_{30} ist nur ein grosses und ein kleines Bursafragment vorhanden.

Ueber die Resultate der Untersuchungen der übrigen Organe von J_{30} gibt die graphische Darstellung (Abb. 10) Aufschluss. Sie zeigt recht eindrücklich, dass der J.-Grad der meisten Merkmale hier unter dem Mittel der Normaltiere liegt, mit verhältnismässig geringen Schwankungen innerhalb der verschiedenen Organe. Diese Schwankungen sind immerhin grösser, als die der Gruppe 1 (Vergl. Abb. 8 mit 10). Die Gesamtbetrachtung dieses Individuums führt somit zum Schluss, dass äussere und innere Morphologie gut übereinstimmen und dementsprechend sämtliche untersuchten Organe einen ungefähr gleich grossen J.-Grad aufweisen.

Als weiteres Beispiel dieser Gruppe sei Intersex No. 4 be-

sprochen, das in bezug auf seinen mittleren J.-Grad (M = 81,7%) schon nahe der nächsttieferen Gruppe steht.

Das Aeussere der Genitalsegmente (Abb. 9 *c*) weist ausser ersten und zweiten Apophysen (in der Abb. 9 *c* nicht sichtbar, vergl. dagegen Kurve Abb. 10 und Tabelle B im Anhang) alle für diese Gruppe bezeichnenden Merkmale: Afterwolleareale, weibliche Intersegmentalhaut, gedrungenes Tegumen und kurzen Penis (75,1%) auf. Die Abdominalsegmente sind verhältnismässig weitlumig und ausserdem scheinen auch die Valven klein, wenn sie im übrigen auch vollständig ausgebildet sind.

Die inneren Genitalorgane (Abb. 9 *d*) weichen mehr vom männlichen Typus ab als die äusseren. Das Vas def. proximale geht hier beidseitig über in ein Mosaik von Vas def. proximale und proximalem Oviduct. Zwischen links und rechts ist eine weite Mosaikbrücke vorhanden. In proximaler Richtung bildet dieses Mischepithel vier Aussackungen, die vorwiegend aus weiblichem Plattenepithel bestehen. Es handelt sich dabei zweifellos um Eiröhrenstiele. Der eine davon geht über in eine kurze Eiröhre mit nur drei Eiern, ein anderer in Hodenmaterial. Ausserdem liegt ein Teil des männlichen Keimmaterials der Eiröhre eng an, steht aber mit dieser nicht in Verbindung.

Was die distalen männlichen Ausführwege anlangt, so sind sie vom normalen Männchen nicht oder kaum zu unterscheiden. Von den weiblichen ectodermalen Genitalorganen fehlt bei diesem Individuum jede Spur. Wir werden auf analoge Feststellungen immer wieder stossen. Wäre die Korrelation zwischen den einzelnen Organen streng, so hätte man bei J_4 mehr ectodermal weibliches Material erwarten dürfen als bei J_{30}.

Ueberblickt man das Tier J_4 als Ganzes (Vergl. die Kurvendarstellung Abb. 10), so springt in die Augen, dass zwischen den einzelnen Organen im Grade der Intersexualität gute Uebereinstimmung besteht. Davon machen die Keimdrüse und die mesodermalen weiblichen Ausführwege eine Ausnahme.

Diesen beiden Beispielen entsprechen nun mehr oder weniger alle übrigen Individuen dieser Gruppe. Die einen gleichen mehr dem ersten, die andern mehr dem zweiten besprochenen Beispiel.

Die verschiedenen intersexen Merkmale der Genitalapparate dieser Gruppe sind in der folgenden Tabelle 4 aufgeführt. Es zeigt sich, dass auch hier bei einem Individuum nicht immer alle inter-

Tabelle 5

Zusammentellung der intersexen Merkmale des Genitalapparates der Individuen der Gruppe 2

Merkmale	No. der Intersexe und mittlerer J.-Grad													
	J. 28 89,9	J. 33 88,1	J. 30 87,8	J. 7 87,5	J. 43 87,1	J. 32 85,7	J. 11 85,0	J. 9 84,7	J. 16 82,5	J. 20 82,3	J. 4 81,7	J. 17 81,4	J. 40 80,0	T+
Tegumen mit Chitinisierungsstörungen oder geknickt *	+	+	+	—	+	+	+	+	+	+	+	+	—	11
Afterwolleareale vorhanden *	+	+	+	—	+	+	—	+	+	+	+	+	+	11
Weibliche Intersegmentalhaut vorhanden *	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	13
Erste Apophysen angedeutet	—	+	—	+	—	—	—	—	+	+	—	+	—	5
Zweite Apophysen angedeutet	—	+	+	—	+	+	—	—	+	—	+	+	—	7
Abdomen dick, weibchenähnlich	+	+	+	+	+	+	—	+	+	+	+	+	+	12
Vas deferens distale kümmerlich, ev. unterbrochen *	—	+	—	—	+	+	+	+	—	+	—	+	—	7
Vas deferens distale unvollständig	—	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—	+	+	4
Anhangdrüse unvollständig	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	+	+	4
H. O. irgendwie gestört (Penis kürzer als normal, Valven eingebogen etc.) *	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	13
Weibliches Plattenepithel im Vas def. proximale *	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	13
Distale weibliche Ausführwege teilweise vorhanden	+	+	+	—	—	—	+	—	—	+	—	+	+	7
Kleine Eiröhren mit Eiern vorhanden	—	—	—	—	+	—	+	—	—	—	+	—	+	4
Total der +	7	10	8	6	9	8	9	8	8	9	8	12	9	111

sexen Eigenschaften nebeneinander vorhanden sind. Wiederum sind viele Kombinationen möglich. Diejenigen Merkmale jedoch, die schon in der ersten Gruppe auftraten, sind hier erwartungsgemäss im Allgemeinen viel häufiger vertreten (in der Tabelle mit * bezeichnet) als diejenigen, die neu hinzukamen. Auffällig ist, dass das Abdomen in allen Fällen wesentlich dicker ist als beim normalen Männchen, obwohl meist keine oder doch nur wenige Eier vorhanden sind, worauf Seiler (1949) bei den intermediären Artbastarden auch schon hinwies. Leider ist dieses Merkmal mit messenden Methoden nicht zu fassen, sodass man auf Schätzungen angewiesen ist.

Aus der obigen Tabelle geht weiter hervor, dass einige Individuen auch Andeutungen der ersten oder der zweiten Apophysen (vergl. J_{30}, Abb. 9) aufweisen, wie sie im Kap. VI für die männchenähnlichen F_1-Tiere beschrieben wurden. Es handelt sich dabei um ein Merkmal, das, wie es sich zeigen wird, in dieser Form erst in der folgenden Gruppe deutlich hervortritt. Weiterhin ist bemerkenswert, dass das Vas def. distale hie und da starke Störungen wie vollständige Unterbrechungen oder Verlust von ganzen Abschnitten zeigt. Auch Eiröhren treten bereits in diesem Intersexualitätsabschnitt auf; sie sind aber alle verhältnismässig klein und enthalten nur wenige Eier.

Betrachtet man sämtliche Genitalapparate dieser Gruppe (Tab. A und B), so gelangt man zur Feststellung, dass auch bei Gruppe 2, also bei etwas mehr weiblichen F_1-Tieren die Uebereinstimmung von äusserer und innerer Morphologie noch verhältnismässig recht gut ist. Die Intersexualitätswerte der Tabellen zeigen ferner, dass auch die Organe der übrigen Körperabschnitte gleich wie diejenigen des Genitalapparates, wenn auch nicht so eindeutig wie bei der Gruppe 1, ungefähr im gleichen Intersexualitätsbereich liegen.

Die Korrelation zwischen den verschiedenen Organen im Grade der Intersexualität ist also auch hier gut, jedoch deutlich weniger gut als in Gruppe 1.

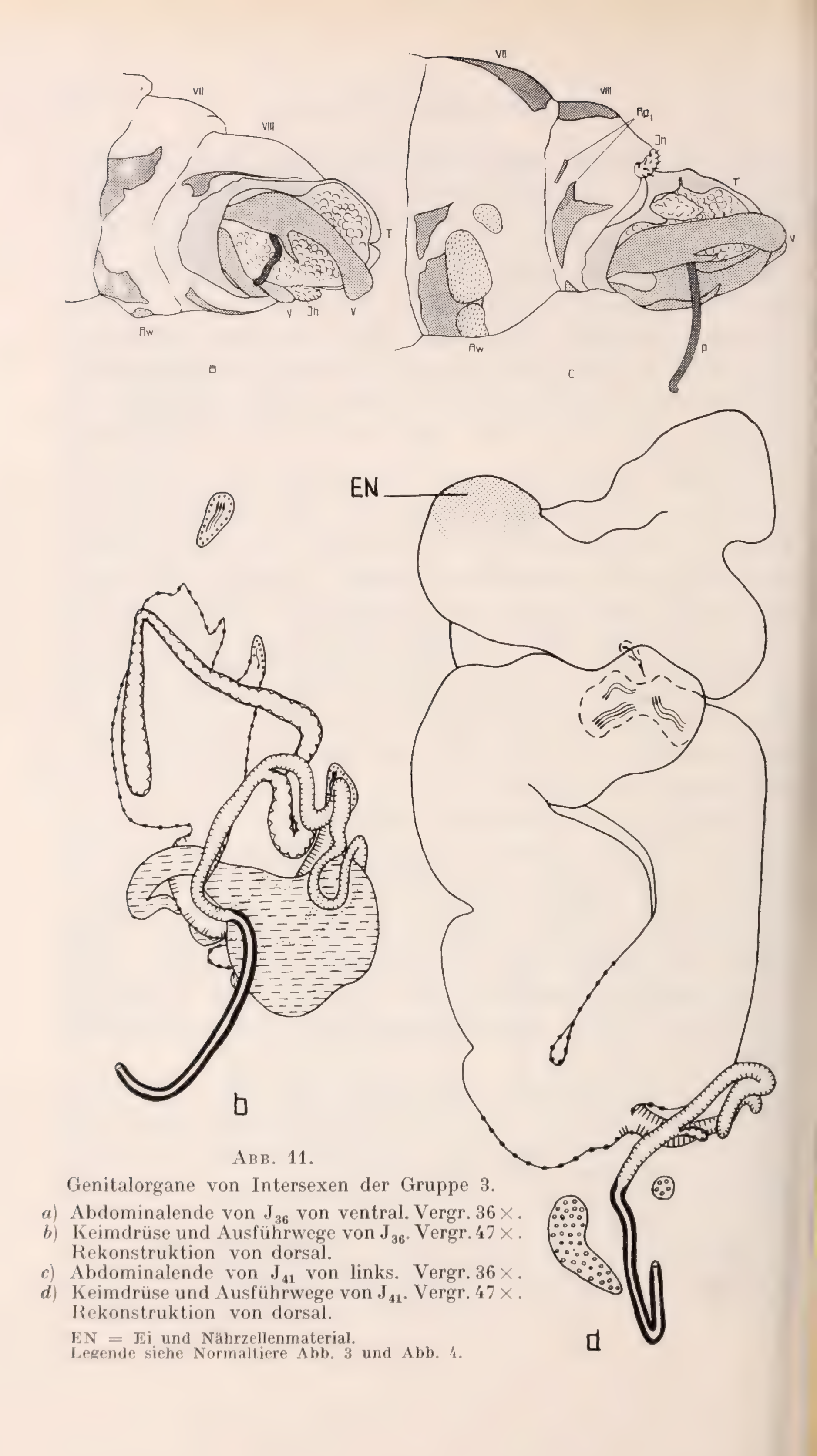


Abb. 11.

Genitalorgane von Intersexen der Gruppe 3.

a) Abdominalende von J_{36} von ventral. Vergr. 36 ×.
b) Keimdrüse und Ausführwege von J_{36}. Vergr. 47 ×. Rekonstruktion von dorsal.
c) Abdominalende von J_{41} von links. Vergr. 36 ×.
d) Keimdrüse und Ausführwege von J_{41}. Vergr. 47 ×. Rekonstruktion von dorsal.

EN = Ei und Nährzellenmaterial.
Legende siehe Normaltiere Abb. 3 und Abb. 4.

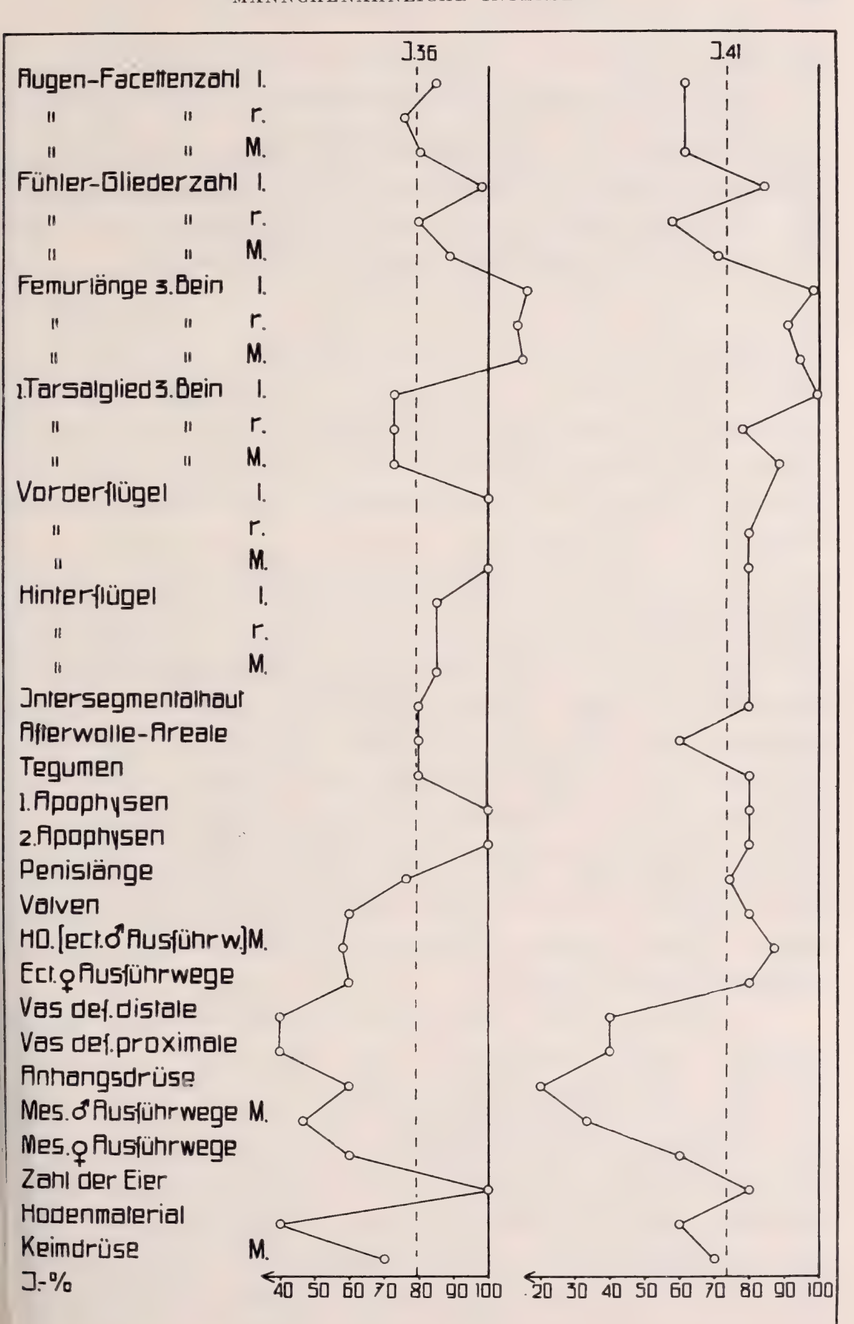


ABB. 12.

Intersexualitätswerte der einzelnen Organe von J_{36} und J_{41} in %.
--------- Mittelwert der Intersexualität.

4. Dritte Gruppe, 70—80% intersexe Tiere (8 Tiere)

Wir nähern uns dem intermediären Bereich, was daran zu erkennen ist, dass im allgemeinen, wie es sich gleich zeigen wird, die männlichen Organe nicht mehr so umfangreich sind, dafür aber die weiblichen Merkmale deutlicher hervortreten.

Ich greife wieder 2 typische Fälle heraus. Intersex No. 36, (Abb. 11 *a*) hat kleine Valven. Die eine davon stellt sogar nur einen kurzen Stummel dar. Nur erste und zweite Apophysen fehlen, sonst sind sämtliche in der Gruppe 2 aufgeführten intersexen Merkmale des Genitalapparates vorhanden. Diese treten aber bei J_{36} noch nicht besonders deutlich hervor, denn J_{36} hat einen mittleren J.-Grad von 79,5%, liegt also noch in der Grenzzone zwischen Gruppe 3 und Gruppe 2.

Von den inneren Organen des Genitalapparates sind Vas def. distale und Anhangdrüse unpaar, was, nebenbei bemerkt, auch für drei Individuen der vorher besprochenen zweiten Gruppe (80—90%) zutrifft. Es sind drei Hodenfächer, resp. Hodenpartien vorhanden, wovon die eine ohne Verbindung mit den Ausführwegen frei im Abdomen liegt (Abb. 11 *b*). Von den weiblichen Genitalorganen findet sich ein verhältnismässig grosses Stück prox. Oviduct, das distal mit dem Vas def. proximale in ein Mosaik übergeht. Weibliches Eimaterial ist, wie auch bei den meisten Individuen der Gruppe 2 (80—90%), keines vorhanden; jedoch sind die ectodermalen weiblichen Teile besonders gut ausgebildet. Die Bursa z. B. steht in bezug auf ihre Ausdehnung nicht hinter einer normal weiblichen Bursa zurück.

Betrachtet man dieses Individuum als Ganzes (Vergl. Abb. 12), so zeigt sich recht deutlich, dass es im Gesamten eine etwas mehr weibliche Ausprägung aufweist als die Tiere der Gruppe 2. Aus der graphischen Darstellung geht aber weiter deutlich hervor, dass der Intersexualitätsgrad der verschiedenen Organe nicht mehr so übereinstimmend ist wie bei den vorher besprochenen Fällen. So liegen z. B. die J.-Werte der inneren Organe, also der Keimdrüse und Ausführwege, verhältnismässig stark auf der weiblichen Seite der intersexen Reihe. Die Keimdrüse zeigt ferner die Besonderheit, dass sie nur aus Hodenmaterial besteht, das zudem nur spärlich vorhanden ist.

Aehnliche Verhältnisse weist J_{41} auf. An äusseren weiblichen Merkmalen treten Apophysen und Intersegmentalhaut nur andeutungsweise in Erscheinung (Abb. 11 *c*). Die Afterwolleareale jedoch sind recht gross und das Abdomen prall, ähnlich dem der normalen Weibchen. Die männlichen Kopulationsorgane, Tegumen, Valven und Penis hingegen sind ungefähr gleich stark intersex wie bei J_{36}; die Valven sind sogar männlicher als im Vergleichsbeispiel.

Das Innere des Abdomens von J_{41} (Abb. 11 *d*) wird durch zwei Eiröhren gefüllt mit zusammen 16 reifen Eiern. An beiden Eiröhrenenden liegt ungeordnetes Ei- und Nährzellenmaterial (siehe Abb.). Auch Hodenmaterial ist vorhanden; es liegt zwischen den Eiröhren, stellenweise ziemlich locker verteilt. Ueber den Zusammenhang mit den Eiröhren kann ich nichts aussagen. Sowohl die weiblichen wie vor allem auch die männlichen Ausführwege sind sehr unvollständig. Das Vas def. distale ist unpaar wie bei J_{36}, die Anhangdrüse nur angedeutet. Ferner sind die mesodermalen weiblichen Teile weniger umfangreich als bei J_{36}, und von den ectodermalen weiblichen Organen sind sogar nur zwei kleine Einsprenglinge vorhanden. Der Gesamteindruck des Innern dieses Individuums scheint, da die Eiröhren ziemlich ausgedehnt sind, verhältnismässig stark weiblich. Vergleicht man jedoch die J.-Grade aller untersuchten Organe (Abb. 12) miteinander, so gelangt man zur Feststellung, dass die äusseren und die inneren Organe mit Ausnahme der mesodermalen männlichen und weiblichen Ausführwege ungefähr übereinstimmen.

Alle übrigen Individuen dieser Gruppe (Vergl. Tab. A und B im Anhang) entsprechen ungefähr diesen beiden herausgegriffenen Beispielen.

Vergleicht man die J.-Grade aller Organe der einzelnen Individuen unter sich, so gelangt man für die dritte Gruppe zum Schluss, dass im Gesamten wohl eine Uebereinstimmung besteht, dass aber die Variation zwischen den einzelnen Organen hier grösser ist als in Gruppe 2 und noch grösser als in Gruppe 1.

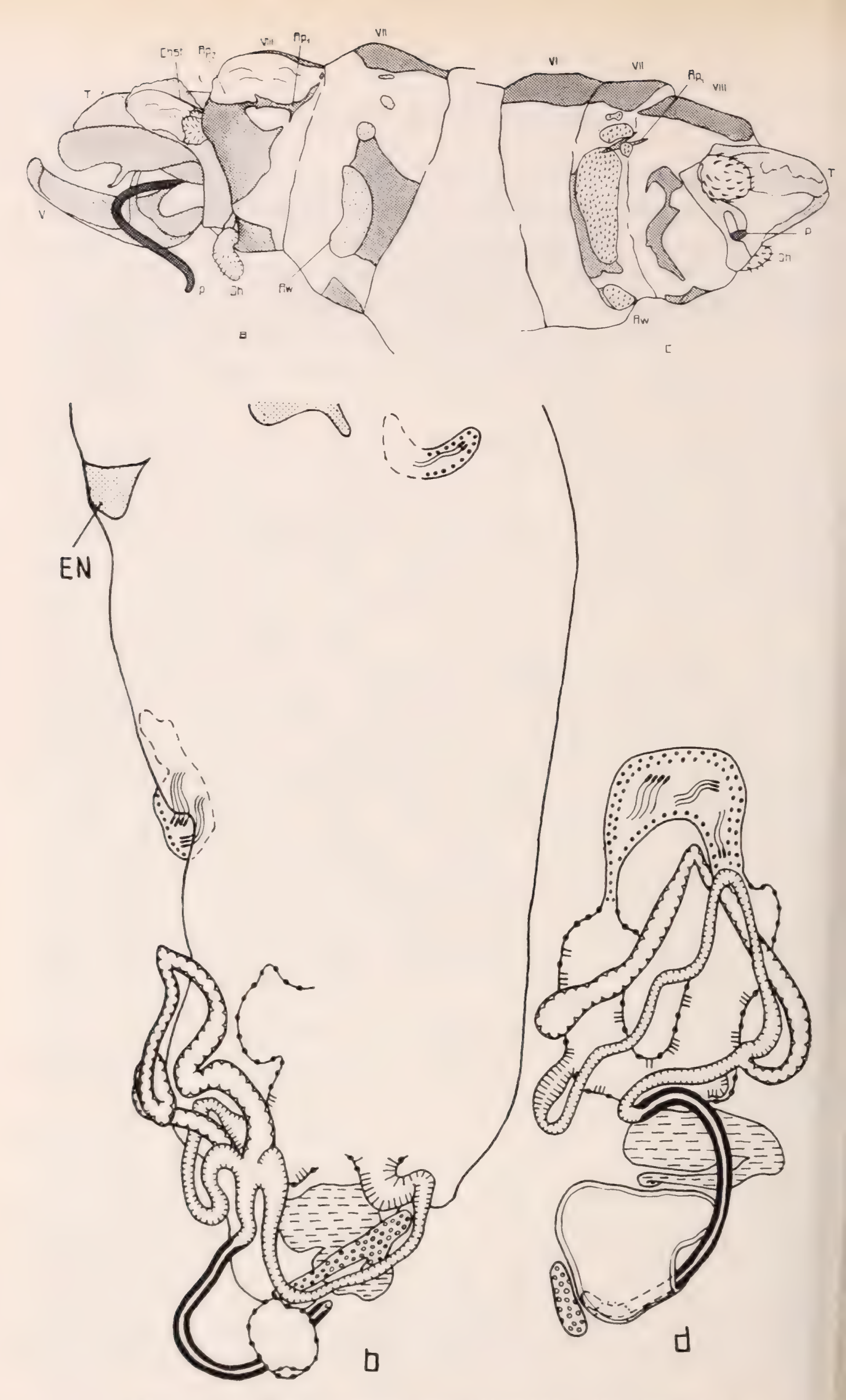


ABB. 13. — Genitalorgane von Intersexen der Gruppe 4.

a) Abdominalende von J_{45} (von rechts, ventro-lateral). Vergr. 36×.
b) Keimdrüse und Ausführwege von J_{45}. Vergr. 47×. Rekonstruktion von dorsal. $^{1}/_{4}$ vom Ovar weggelassen.
c) Abdominalende von J_{37} (von rechts, ventro-lateral). Vergr. 36×.
d) Keimdrüse und Ausführwege von J_{37}. Vergr. 47×. Rekonst. von dorsal.

Legende siehe Normaltiere Abb. 3 und Abb. 4. EN = Ei- und Nährzellenmaterial

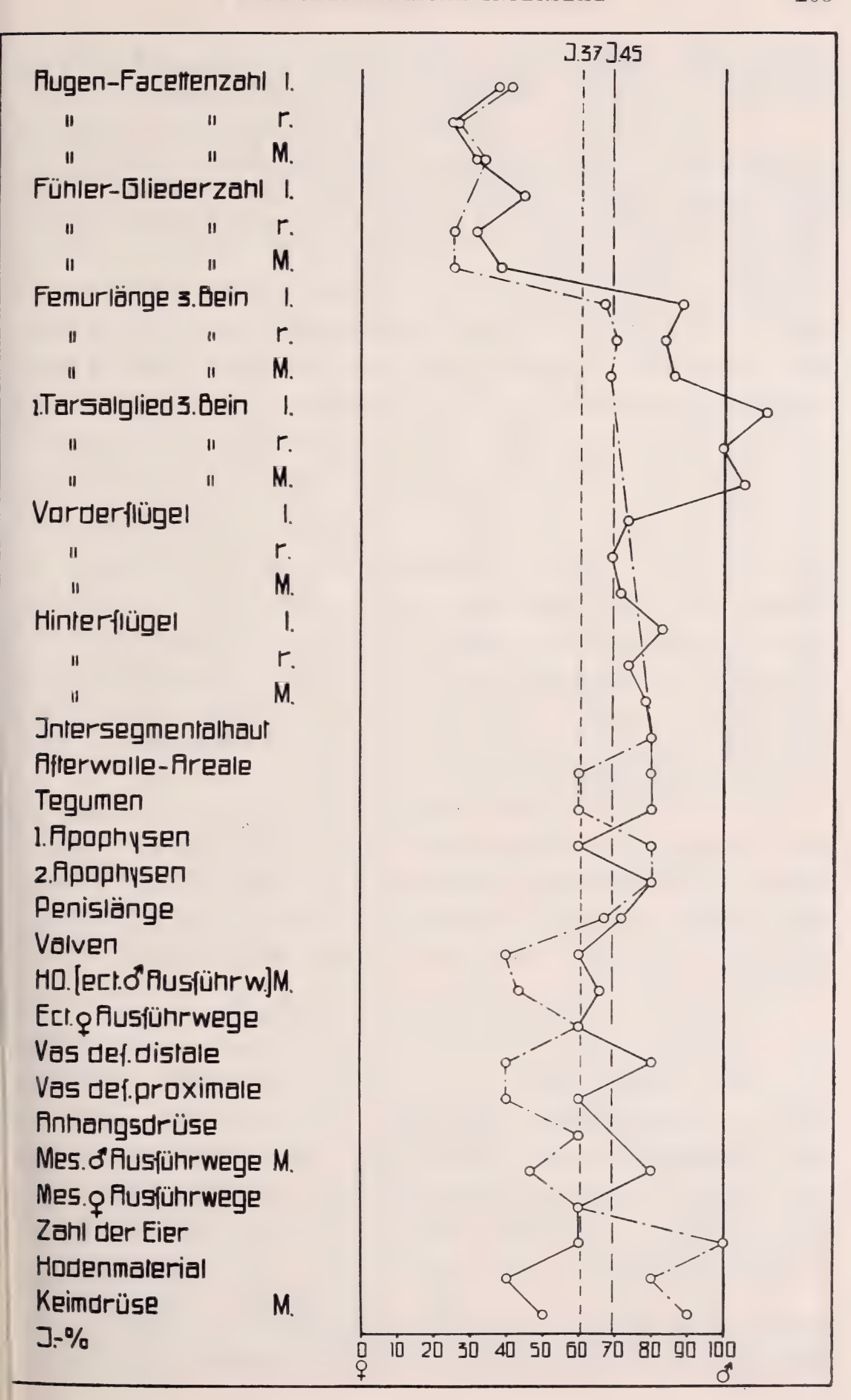


ABB. 14.

Intersexualitätswerte der einzelnen Organe von J_{45} und J_{37} in %.
- - - - - - - Mittelwert der Intersexualität ———— J_{45} ——— · ——— · ——— J_{37}.

5. Vierte Gruppe, ca. 50—70% intersex, also intermediäre F_1-Tiere.

Zu dieser Gruppe gehören 9 der analysierten F_1-Tiere, mit mittleren J.-Graden von 49,1—69,2%. Da die Variation in dieser Gruppe am grössten ist, greife ich hier vier Individuen zur Einzelbewertung heraus.

Intersex Nr. 45 (Abb. 13 *a*) mit einem mittleren J.-Grad von 69,2% liegt an der Grenze zur männlicheren Gruppe 3 (70—80%). Das Aeussere des Abdomens zeigt mehrere Intersegmentalhautausstülpungen, ferner kleine bis mittelgrosse Afterwolleareal-Stücke und im Gegensatz zu allen bis jetzt besprochenen Fällen deutlich hervortretende Teile der ersten Apophysen. Die zweiten Apophysen sind nur angedeutet. Der Penis scheint in der Abbildung sehr gut ausgebildet, ist aber, wie aus der Tabelle B im Anhang hervorgeht, nur 71,7% intersex. Gleiches gilt auch für die Valven. Das Tegumen ist etwas gedrungen (in der Abb. nicht zu erkennen) und auf der einen Seite blasig aufgetrieben, schwach chitinisiert und gestützt von einem Chitinstab. Bei letzterem handelt es sich offenbar um eine den Chitinstäben im 9. Segment des normalen Weibchens entsprechende Bildung, wie sie auch Nüesch (1941) bei seinem Untersuchungsmaterial feststellte.

Wie aus der graphischen Darstellung (Abb. 14) zu entnehmen ist, stimmen die äusseren Organe des Genitalapparates mit den Femur- und Flügellängen überein. Die Tarsalglieder jedoch erreichen normal männliche Längen. Im Gegensatz dazu zeigen die Augenfacetten (31,4%) und die Fühlergliederzahlen (38,2%) stark weibliche Ausbildung.

Von den inneren Organen (Abb. 13 *b*) fällt besonders die Keimdrüse auf. Sie besteht einerseits aus Eiröhren mit total 37 Eiern und etwas ungeordnetem Ei- und Nährzellenmaterial und anderseits aus Hodenmaterial. Männlicher und weiblicher Anteil sind mengenmässig beurteilt, bezogen auf das Normaltier, ungefähr gleich gross. Wiederum kann ich über die räumlichen Beziehungen zwischen Eiröhren und Samenmaterial (resp. Hodenfächer) nichts Sicheres aussagen.

Von den männlichen Ausführwegen sind Vas def. und Anhangdrüsen, mit Ausnahme des Vas def. proximale, nahezu normal. Dieses zeigt auf der rechten und linken Tierseite das bekannte

Mosaik. Die ectodermalen weiblichen Teile (60%) sind weniger vollständig und bestehen aus unpaarem Oviduct, Bursa und Kittdrüse, die keinen Zusammenhang unter sich haben.

Ueberblickt man nochmals die ganze Kurve (Abb. 14), so ist festzustellen, dass die Unterschiede im J.-Grad zwischen den verschiedenen Merkmalen in diesem Beispiel teilweise ganz beträchtlich sind. Dies trifft hier besonders für die äusseren Organe zu.

Ich wähle nun ein Tier, das mehr gegen die Mitte des Intersexualitätsbereiches zu liegt: Intersex No. 37 (Vergl. Abb. 14) mit einem mittleren J.-Grad von 60,6%. In Bezug auf die Organe des Kopfes (Augen, Fühlergliederzahl) ist J_{37} verhältnismässig stark weiblich. Die Femurlänge sowie die Merkmale des Abdomens: Weibliche Intersegmentalhaut, Afterwolleareale, Tegumen sowie erste und zweite Apophysen, erreichen J.-Grade, die mehr dem Mittel der normalen Männchen genähert liegen. Trotzdem sieht das Aeussere des Abdomens sehr weibchenähnlich aus (Abb. 13 *c*). Dies hat seinen Grund darin, dass der Penis ziemlich kurz ist und die Valven nicht ausgestülpt sind. Letztere bilden eine birnförmige Blase mit terminaler Oeffnung, durch die das Penisende hervorragt. Valvenhaken sind nicht feststellbar. Das Herold'sche Organ erreicht deshalb einen niederen J.-Grad und zwar 43,5%; im Gegensatz zu den übrigen Merkmalen des Genitalapparates, die, wie bereits erwähnt, etwas höher liegen.

Von den inneren Organen (Abb. 13 *d*) sind vorhanden: Eine unpaare Anhangdrüse, ein unpaares Vas def., das im proximalen Teil in eine Mosaikblase mit weiblichem Plattenepithel und Vas def.-Epithel übergeht. Weiter sind vorhanden: Eine vollständige Bursa und ein Kittdrüseneinsprengling. Die J.-Grade all dieser Organe liegen zwischen 40—60% (Vergl. Abb. 14). Daneben findet sich aber eine Keimdrüse, die nahezu vollständig männlich (90%) ist. Einzig das Fehlen von Hodenpigment (Spuren sind vorhanden) und die beidseitig schlank ausgezogenen Uebergänge in das erwähnte Mosaik sind vom normalen Männchen abweichende Merkmale. Von weiblichem Keimmaterial ist nicht die geringste Spur vorhanden. Vorausgreifend sei aber hier gleich beigefügt, dass auch umgekehrt, neben männlichen Organen, eine weibliche Keimdrüse vorhanden sein kann.

Ich lasse ein Tier folgen (J_{12}, Abb. 15 *a*) mit einem Mittel von 56,2%. Es ist in bezug auf die Afterwolleareale und das pralle

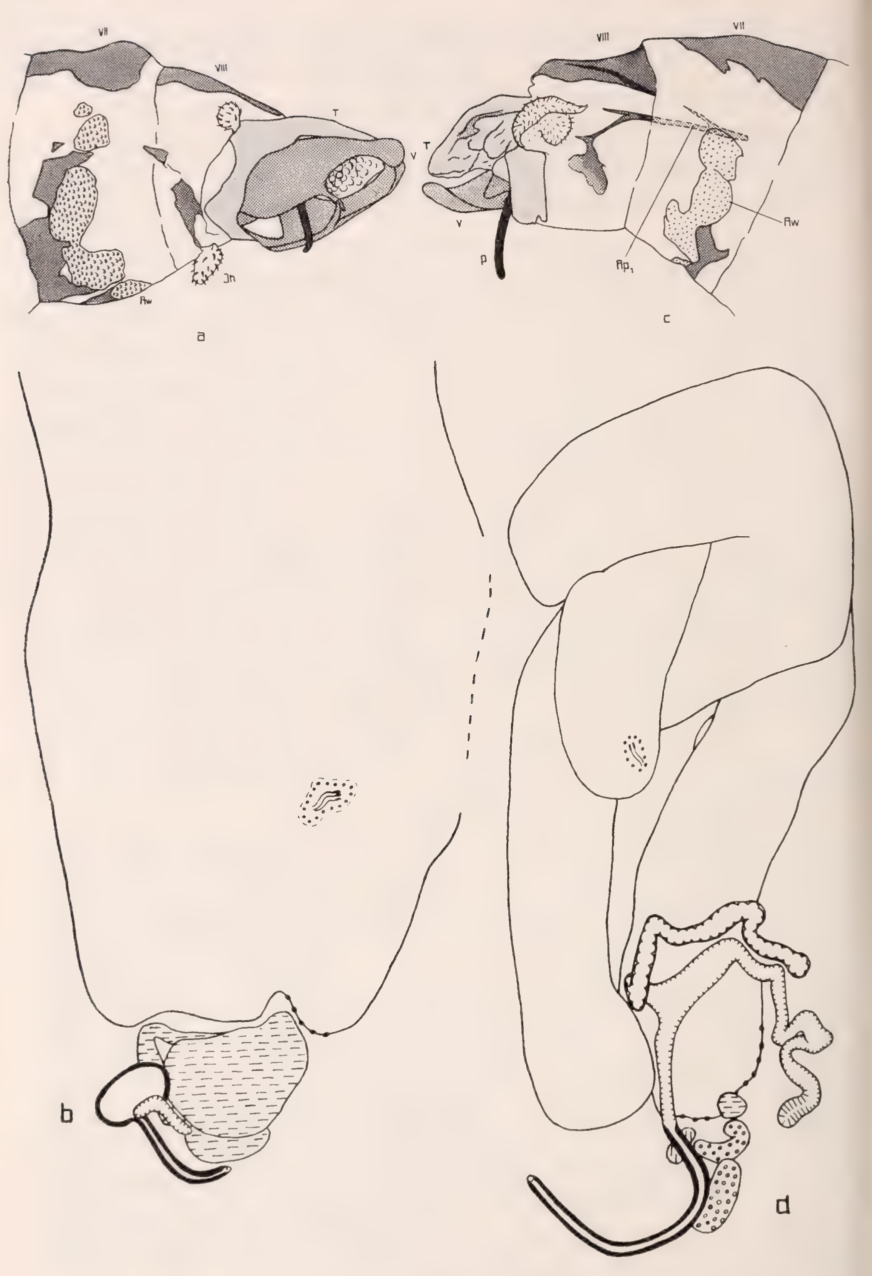


ABB. 15.

Genitalorgane von Intersexen der Gruppe 4. a/b = J_{12}. c/d = J_{13}. Anordnung und Vergrösserung entsprechend Abb. 13. $^{1}/_{3}$ des Ovars von J_{12} weglassen.

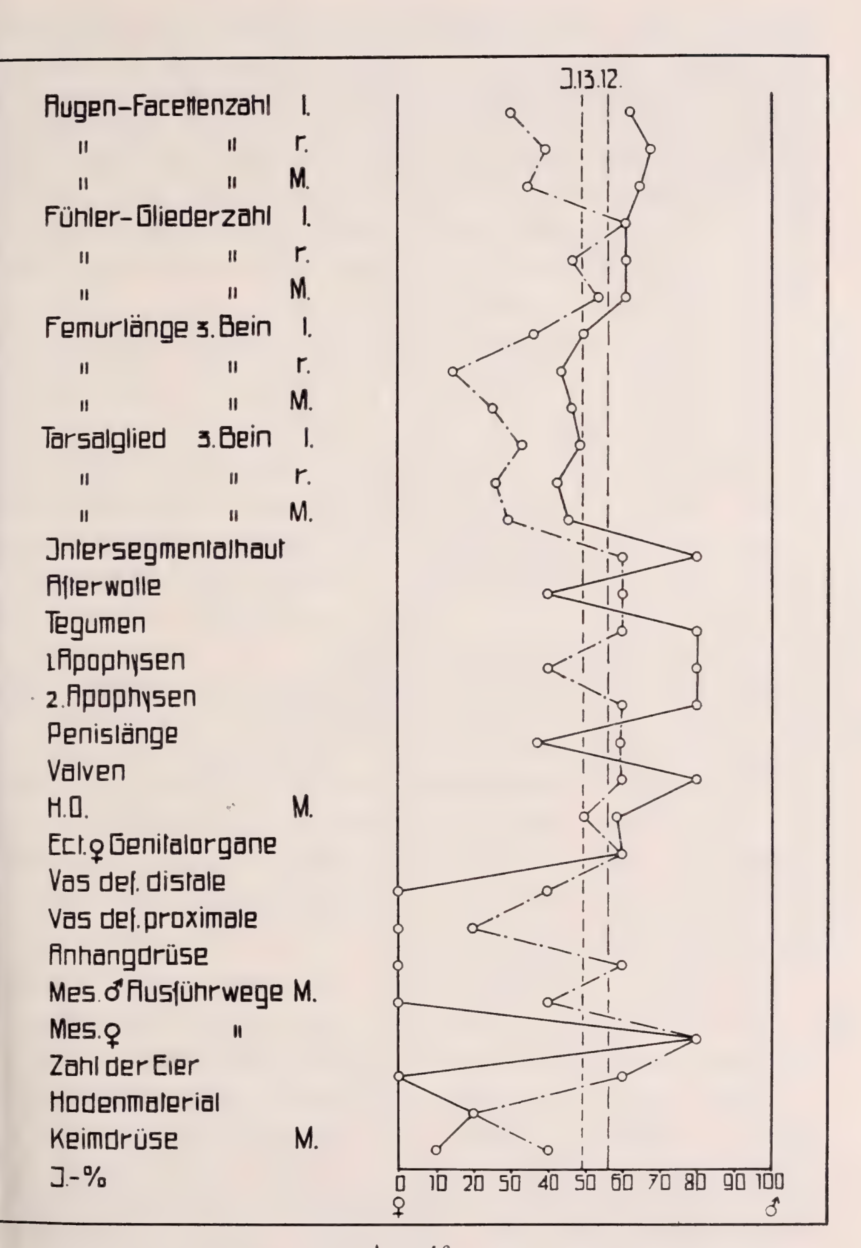


ABB. 16.

Intersexualitätswerte der einzelnen Organe von J_{12} und J_{13} in %.

- - - - - - - Mittelwert der Intersexualität ———— J_{12} ——·——·—— J_{13}.

Abdomen sehr weibchenähnlich. Die Apophysen und die Intersegmentalhaut sind jedoch nur angedeutet und die Derivate des H. O. samt Tegumen nahezu männlich; nur der Penis ist zu kurz (37,2%). Er geht in eine Chitinblase (Penistasche) über, wie sie schon früher besprochen wurde. Wie aus Abb. 16 zu sehen ist, sind alle übrigen äusseren Organe (Femur, Augen etc.) zwischen 45—65% intersex, also etwas weniger stark männlich als die meisten äusseren Merkmale des Genitalapparates. Die Unterschiede sind aber nicht wesentlich.

Von den inneren Organen (Abb. 15 und Kurve Abb. 16) tritt im Gegensatz zum vorherigen Beispiel besonders die weibliche Keimdrüse hervor, denn das Ovar erreicht mit seinen 101 Eiern eine dem normalen Weibchen entsprechende Ausdehnung. Spermien sind vorhanden, aber verhältnismässig wenige. Sie bilden ein kleines Paket zusammengedrängt zwischen den Eiröhren, einem Eiröhrenende eng angeschmiegt. Eine sichtbare Verbindung mit diesem ist jedoch nicht feststellbar. Trotzdem liegt hier möglicherweise ein Drehfach vor, wie sie SEILER an Raupen und BEYER an Puppen von *Solenobia* vereinzelt fanden.

Betrachten wir weiter die Ausführwege, so ist festzustellen, dass auch bei diesen Organen auffällige Abweichungen auftreten. Von den mesodermalen männlichen Ausführwegen ist nichts zu finden und von den mesodermalen weiblichen Ausführwegen ist nur an einer Stelle proximales Oviductepithel vorhanden. Die ectodermalen Teile sind etwas besser vertreten; so finden sich von den männlichen Ausführwegen, ausser den bereits erwähnten Organen, der Ductus ejaculatorius und von den weiblichen eine gut entwickelte Bursa mit Ductus Bursae.

Auf Grund dieser Tatsachen ist die Uebereinstimmung der J.-Grade der einzelnen Organe bei diesem Individuum schlecht, wie aus der graphischen Darstellung (Abb. 16) hervorgeht.

Wieder andere Verhältnisse zeigt Intersex No. 13 (Abb. 15, *c* und *d*) mit einem mittleren Intersexualitätsgrad von 49,5%. Die weibliche Intersegmentalhaut und das Afterwolleareal, das nur auf der einen Seite vorhanden ist, treten in ziemlich grosser Ausdehnung auf. Besonders gut sichtbar werden hier die ersten Apophysen; ferner ist das Tegumen schwach chitinisiert, stark gedrungen, geschrumpft und hat die typisch männliche Dachform verloren. Valven und Penis sind sehr kurz. Auch ohne Messunger

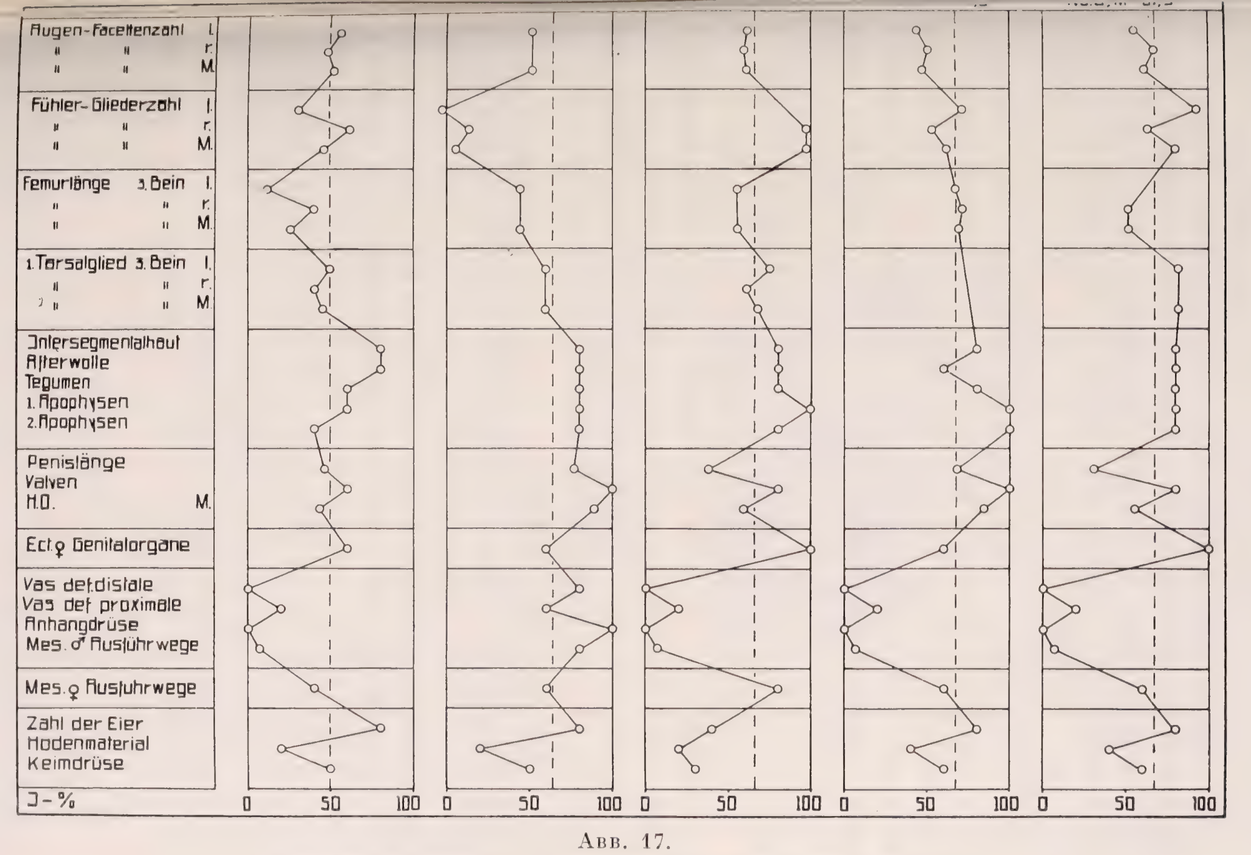


ABB. 17.
Intersexualitätswerte von Intersexen des intermediären Bereiches.
--------- Mittelwert der Intersexualität.

würde man dieses Tier, anhand der eben beschriebenen Merkmale, in den mittleren Bereich der intersexen Reihe einordnen.

Der Bau der inneren Organe ist der Rekonstruktion (Abb. 15 *d*) zu entnehmen. Danach ist von den männlichen Ausführwegen verhältnismässig wenig vorhanden. Anhangdrüse und Vas def. sind unpaar. Auch die ectodermalen weiblichen Teile sind kümmerlich und nur in einigen Teilstücken vertreten. Von der Keimdrüse fällt hauptsächlich der weibliche Anteil auf. Er setzt sich zusammen aus drei Eiröhren mit insgesamt 23 Eiern, ist also nicht so umfangreich, wie es auf den ersten Blick scheint. Vom männlichen Keimmaterial ist nur ein kleines Spermienhäufchen zwischen den Eiröhren zu finden, das mit diesen nicht direkt in Verbindung steht. Sowohl der männliche wie der weibliche Anteil sind somit in verhältnismässig geringem Umfange vorhanden. Eine Tatsache, die, wie es sich zeigen wird, bei Individuen im intermediären Bereich der intersexen Reihe sehr häufig festzustellen ist.

Betrachten wir die Bewertung all dieser Organe (Abb. 16), so stellen wir fest, dass die Uebereinstimmung der verschiedenen Organe zwar etwas besser ist als bei J_{37} (Abb. 14) und J_{12} (Abb. 16), vor allem, wenn man berücksichtigt, dass die tiefen Werte der Femora und Tarsalglieder auf starke Schrumpfungen der betreffenden Organe zurückzuführen sind.

Für die übrigen fünf Individuen dieser Gruppe gibt die Kurvendarstellung (Abb. 17) einen Ueberblick. Unter Berücksichtigung der einzelnen besprochenen Tiere (J_{37}, J_{45}, J_{13}, und J_{12}) kann festgestellt werden, dass bei Individuen mit einem intermediären Intersexualitätswert ein und dasselbe Organ bald stark weiblich, bald stark mänlich sein kann. Vergl. z. B. Fühlerglieder bei J_{15} (Abb. 17) weiblich, bei J_6 (Abb. 17) männlich, oder Keimdrüse bei J_{37} (Abb. 14) männlich, bei J_{12} (Abb. 16) weiblich. Aehnliches gilt aber auch für andere Merkmale.

6. Spezialfälle.

Hier sollen noch zwei Fälle erwähnt werden, die nicht in die Tabelle aufgenommen wurden, da sie einerseits sehr schwer zu klassifizieren sind und da bei ihnen anderseits die äussere und

die innere Morphologie, wie es sich gleich zeigen wird, vollständig voneinander abweichen.

Der eine Fall (J_{49}) gehört anhand meiner üblichen Bewertung in die Gruppe 1 (M = 93,0%). Das Aeussere dieses F_1-Tieres entspricht dem eines normalen Männchens; doch ist ein geknicktes Tegumen vorhanden, was aber, wie aus der Beschreibung der

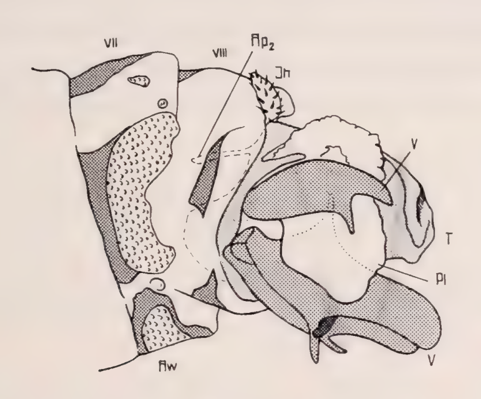


ABB. 18.
Abdominalende von J_{31}. Vergr. 36×.
Legende siehe Abb. 3 und 4 *b*.
Pt = Pleuritaussackung.

ersten Gruppe hervorgeht, vielleicht nicht als intersexes Merkmal angesehen werden darf. Ausserdem ist einer der Valvenhaken zu kurz.

Von den inneren Genitalorganen sind nur kümmerliche Teile vorhanden. Der Hoden ist klein und geht auf der einen Seite in eine kurze Mosaikblase (prox. Oviduct- und Vas def.-Epithel) über. Eine Verbindung nach aussen fehlt. Vom Vas def. ist nur ein kleines isoliertes Stück zu finden. Ein kümmerlicher Ductus ejaculatorius hingegen führt in einen nahezu normalen Penis.

Kompliziertere Verhältnisse zeigt der zweite Fall (J_{31}, Abb. 18), der mit einem mittleren J.-Grad von 76,6% der zweiten Gruppe angehört. Am Aeusseren fällt auf, dass neben zwei normalen Valven noch eine dritte, kleinere Valve ausgebildet ist. Entsprechendes beobachteten GOLDSCHMIDT und POPPELBAUM 1914 (S. 29,9 Fig. 10) und GOLDSCHMIDT 1920 (S. 158). Ausserdem sind bei unserem Tier sehr grosse Afterwolleareale von fast weiblicher Ausdehnung vorhanden. Hier sind also vollständig

männliche und verhältnismässig stark weiblich ausgebildete Organe nebeneinander.

Das Abdomen enthält nur kleine unzusammenhängende Einsprenglinge von Oviduct, Kittdrüse und Bursa mit Oeffnung, und wiederum getrennt davon führt ein kurzer Ductus ejaculatorius ins Penisrohr. Weit davon entfernt, etwa im zweiten Abdominalsegment, liegt ohne Verbindung mit den erwähnten Teilen des Genitalapparates Keimmaterial, das sich aus Nährzellen und Samenzellen zusammensetzt und mit Hodenpigment umgeben ist. Dieses Keimmaterial geht beidseitig über in kleine, blind endigende Mosaikblasen.

Im allgemeinen stellten wir fest, dass bei einem Intersex des mehr männlichen Intersexualitätsbereiches alle Organe im Grad der Intersexualität eine verhältnismässig gute Uebereinstimmung zeigen. Bei den soeben besprochenen Beispielen (J_{49} und J_{31}) jedoch, vor allem bei J_{31}, findet sich ein fast regelloses Mosaik von weiblichen und männlichen Organen.

7. Vergleich der intersexen Imagines mit den dazugehörigen Puppenhüllen.

Nach der Goldschmidt'schen Vorstellung müsste erwartet werden, dass die Imagines im J.-Grad den reinen Männchen näher stehen als die zugehörigen Puppenhüllen. Aus den Erfahrungen, die am Untersuchungsmaterial von Keil (1936), Beyer (1937) und Nüesch (1941) gewonnen wurden, ergibt sich jedoch, dass die J.-Grade der Organe der Puppenhülle mit den J.-Graden der Organe der entsprechenden Imagotiere übereinstimmen.

Die Puppenhüllen meiner F_1-Tiere waren im allgemeinen, vor allem im vorderen Abschnitt: Kopfschild, Antennen, Beine und Flügel, meist mehr oder minder zerstört, da die J.-Tiere schlecht schlüpfen und oft nur mit Hilfe aus der Puppenhülle herauskommen. Die Genitalsegmente von 26 F_1-Puppenhüllen hingegen erwiesen sich als sehr gut erhalten. Sie wurden gezeichnet und entsprechend dem Verfahren von Keil (1936, S. 338-341) klassifiziert. Dabei stellte es sich heraus, dass alle Puppenhüllen, von männchenähnlichen und intermediären Intersexen, im J.-Grad dem der zugehörigen Imagotiere entsprechen. Es treten jedoch Fälle auf, bei denen die Genitalsegmente der Puppenhülle von

denen eines P.-Männchens nicht zu unterscheiden sind. Trotzdem zeigen die Genitalsegmente der zugehörigen Imagines starke intersexe Störungen. Mit dieser Möglichkeit ist aber zu rechnen, denn nicht alle Organteile der Imago treten auch in der Puppenhülle in Erscheinung. Was jedoch die Teile anlangt, die sowohl bei der Puppenhülle wie bei der Imago sichtbar werden, so ist festzustellen, dass sie in ihrem J.-Grad in beiden Entwicklungsstadien gut übereinstimmen. Es besteht die Absicht, auf die Bedeutung der Puppenhüllen im Vergleich mit den zugehörigen Imagines in einer besonderen Mitteilung einzugehen.

VIII. BESPRECHUNG DER WESENTLICHEN TATSACHEN

1. Kritische Bemerkungen zur Bewertung der verschiedenen Organe.

Ursprünglich gedachte ich, die einzelnen Organe in dem Rahmen zu behandeln, der aus der Tabelle A im Anhang zu ersehen ist. Dabei stellte es sich heraus, dass dies viel zu viel Zeit in Anspruch genommen hätte. Ich sah mich daher gezwungen, zur Untersuchung der äusseren Anatomie eine geringere Zahl von Organen zu berücksichtigen. Diese Vereinfachung durfte geschehen, denn wir wissen aus den Arbeiten von Keil (1936) und Nüesch (1941), dass z. B. zwischen dem ersten, zweiten und dritten Bein eine ausserordentlich gute Uebereinstimmung im Grad der Intersexualität besteht. Es genügt daher, nur eine Tibia und ein Tarsalglied zu berücksichtigen. Ausserdem liess ich die Fühler- und Tibialspornlängen weg. Die letzteren deshalb, weil die Tibialsporne auch beim Normaltier stark variieren, von kurzen zylinderförmigen oder kugeligen zu langen, in eine Spitze auslaufenden Gebilden (Siehe Nüesch, 1941, S. 389).

Im weiteren Verlauf der Untersuchungen wurden somit nur noch einige ausgewählte Merkmale ausgewertet, die sich auf Kopf, Torax und Abdomen (Siehe Tabelle B im Anhang) verteilen.

Was die Zuverlässigkeit der verschiedenen ermittelten J.-Grade anlangt, so dürften einige allgemeine Feststellungen genügen.

Die bedeutendsten Ungenauigkeiten entstehen offenbar dadurch, dass zur Bewertung der J.-Grade der F_1-Tiere die Mittelwerte

einer normal tetraploid parthenogenetischen Weibchen-Rasse einerseits, anderseits die der normal diploiden Männchen benützt wurden. Die Intersexe aber sind triploid.

Nun sind tetraploide Tiere doppelt so gross wie diploide, und die triploiden stehen in den Grössenmassen in der Regel zwischen beiden Extremen (Vergl. KEIL 1936, S. 336). Theoretisch müssten also die tetraploiden weiblichen und die diploiden männlichen Basiswerte auf Triploidie oder umgekehrt, die triploiden Masse auf Diploidie oder Tetraploidie umgerechnet werden. NÜESCH (1941) beschritt diesen Weg und konnte ihn beschreiten, weil er nur mit äusseren Organen zu tun hatte, die leicht messbar sind. Bei Merkmalen aber, die klassifiziert werden müssen, würden viele Schwierigkeiten eine Umrechnung erschweren und ausserdem Unsicherheiten im Gefolge haben. Ich glaubte deshalb, von einer solchen Umrechnung absehen zu dürfen.

Bewusst musste ich eine weitere Ungenauigkeit in der Methode in Kauf nehmen. Bereits in der ersten variationsstatistischen Arbeit über *Solenobia* zeigte KEIL (1936), dass es zweckmässig ist, statt absolute Werte, relative zu benützen. Absolute Werte wurden nicht verwendet, weil ein grosses Tier beispielsweise einen längeren Femur besitzt als ein kleines, die Länge eines Organes eines F_1-Tieres allein also nicht ohne weiteres Aufschluss gibt über den Grad der Intersexualität.

So sehr es wünschenswert gewesen wäre, wenn auch ich, wie KEIL, relative Werte hätte verwenden können, so wenig liess sich das in meinem Falle verwirklichen. Vor allen Dingen deshalb nicht, weil ich hauptsächlich mit inneren Organen zu tun hatte, die nicht direkt gemessen werden konnten. Ich bin mir deshalb der Unvollkommenheit meiner Methode bewusst.

Bei den Augenfacetten, die sicher auf $\pm$ 5 genau ermittelt werden konnten, dürfte es sich um ein Merkmal handeln, das einen verhältnismässig sicheren J.-Wert ergibt. Dies vor allem deshalb weil die Differenz zwischen der Zahl der Facetten beider Geschlechter sehr gross ist. Auch scheint die Facettenzahl nicht, oder jedenfalls nicht stark von der Grösse eines Tieres abzuhängen, was die nachstehenden Korrelationstabellen zeigen. In ihnen sind die Beziehungen zwischen der Zahl der Augenfacetten und der $Femur_1$-Längen bei normalen Männchen wie bei verschiedenen Weibchenrassen geprüft.

TABELLE 6.

Vergleich von Facettenzahl und Femur des ersten Beines

se	Femur$_1$-Länge								Total
	1	2	3	4	5	6	7	8	
1				1	1	1			3
2				1	3	3	1		8
3		1	4	3	3	6	2	2	21
4	1		1	2	5	1			10
5				3	5	1			9
6	1		1	1	5	3			11
7	1	2	1		3	2			9
8				1	2				3
al	3	3	7	12	27	17	3	2	74

a

Klasse		Femur$_1$-Länge								Total
		1	2	3	4	5	6	7	8	
Facettenzahl	1	2	5	3	4		1			15
	2		2	2		3	2			9
	3	1	1	1	2	2	3	1	2	13
	4		1	1	5	2	6	3	1	19
	5		1		4	1	1		2	9
	6		1	1	2	2	2	2		10
	7						4	1		5
	8		1		4		2	1		8
Total		3	12	8	21	10	21	8	5	88

b

se	Femur$_1$-Länge								Total
	1	2	3	4	5	6	7	8	
1					1				1
2	1			2					3
3			1	3					4
4		1	5	4	3				13
5			3	9	5	3			20
6			1	5	5	4		1	16
7				3	1	1			5
8			2			2			4
al	1	1	12	26	15	10		1	66

c

Klasse		Femur$_1$-Länge								Total
		1	2	3	4	5	6	7	8	
Facettenzahl	1	1					1			2
	2			1	2	2	1	1		7
	3			3	1	3	2	2	2	13
	4		1		1	3	3	3	1	12
	5			2	2	5	1	5	3	18
	6			1	4	14	6	7	2	34
	7					2	1	1		4
	8			1				1		2
Total		1	1	7	11	29	15	20	8	92

d

a) dipl. bisex. Lägern-Männchen
b) ,, ,, ,, Weibchen
c) ,, parth. ,,
d) tetrapl. parth. Weibchen von Schöfflisdorf.

Die für die Korrelationstabellen verwendeten Werte wurden an Tieren aus Kulturen gewonnen, deren Ausgangstiere von der Lägern und von Schöfflisdorf stammen (Vergl. Tab. 5). Für jede Korrelation wurde nur eine Kultur untersucht, deren sämtliche Tiere aus demselben Gelege hervorgingen. Ausserdem wurden alle Zuchten im selben Jahr (1942) unter den genau gleichen Bedingungen aufgezogen.

Weniger zuverlässig als die Augenfacetten-Werte sind die aus der Zahl der Fühlerglieder errechneten J.-Werte, denn die Gliedergrenzen sind bei Intersexen häufig unvollständig oder nur angedeutet. In solchen Fällen besteht eine gewisse Unsicherheit, ob der ermittelte Wert die tatsächlichen Verhältnisse richtig wiedergibt.

Etwas zuverlässiger sind zweifellos die Femur-Messungen. Bei intermediären Intersexen ist zwar dieses Organ häufig nicht bis zur vollen Streckung aufgepumpt. Männchenähnliche Intersexe aber haben im allgemeinen sehr gut ausgebildete Femora, die in einigen Fällen sogar länger sind als die längsten männlichen. Das ist auch zu erwarten, da die F_1-Tiere, wie bereits erwähnt, triploid sind.

Gleiches gilt für die ersten Tarsalglieder des dritten Beines, deren J.-Werte allerdings etwas genauer sein dürften, denn im mittleren Bereich der intersexen Reihe sind die Schrumpfungslinien des Chitins der Tarsen mehr längs gerichtet, bei den Femora mehr quer. Deshalb werden die Längenmasse der Tarsen weniger beeinträchtigt.

Die aus den Flügelmassen errechneten J.-Werte sind am unsichersten. Da die Tiere häufig schlecht schlüpfen, vermögen sie die Flügel nicht vollständig aufzupumpen. In den Fällen, wo die Spreiten stark gefaltet blieben, unterliess ich eine Messung. Wie aus den Tabellen hervorgeht, betrifft dies wiederum hauptsächlich die Individuen des intermediären Bereiches (Vergl. Tabelle A und B im Anhang).

Die Länge des Penis kann im allgemeinen gut gemessen werden Einzig in den wenigen Beispielen, wo er kurz und mit einer Chitin blase verbunden ist (Vergl. Abb. 6), sind Ungenauigkeiten möglich da nicht feststellbar ist, wie weit das eigentliche Penisrohr reicht

Afterwolle und Intersegmentalhaut wurden, so gut wie da ohne Zerlegung des Tieres möglich war, anhand von Planimetei

messungen bewertet.

Die J.-Grade aller übrigen Organe beruhen auf Schätzungen. Wie bereits erwähnt, wurden die Tiere in eine Reihe geordnet, die vom normalen weiblichen zum normalen männlichen Geschlecht führt, und demgemäss in die entsprechenden Intersexualitätsklassen eingeordnet.

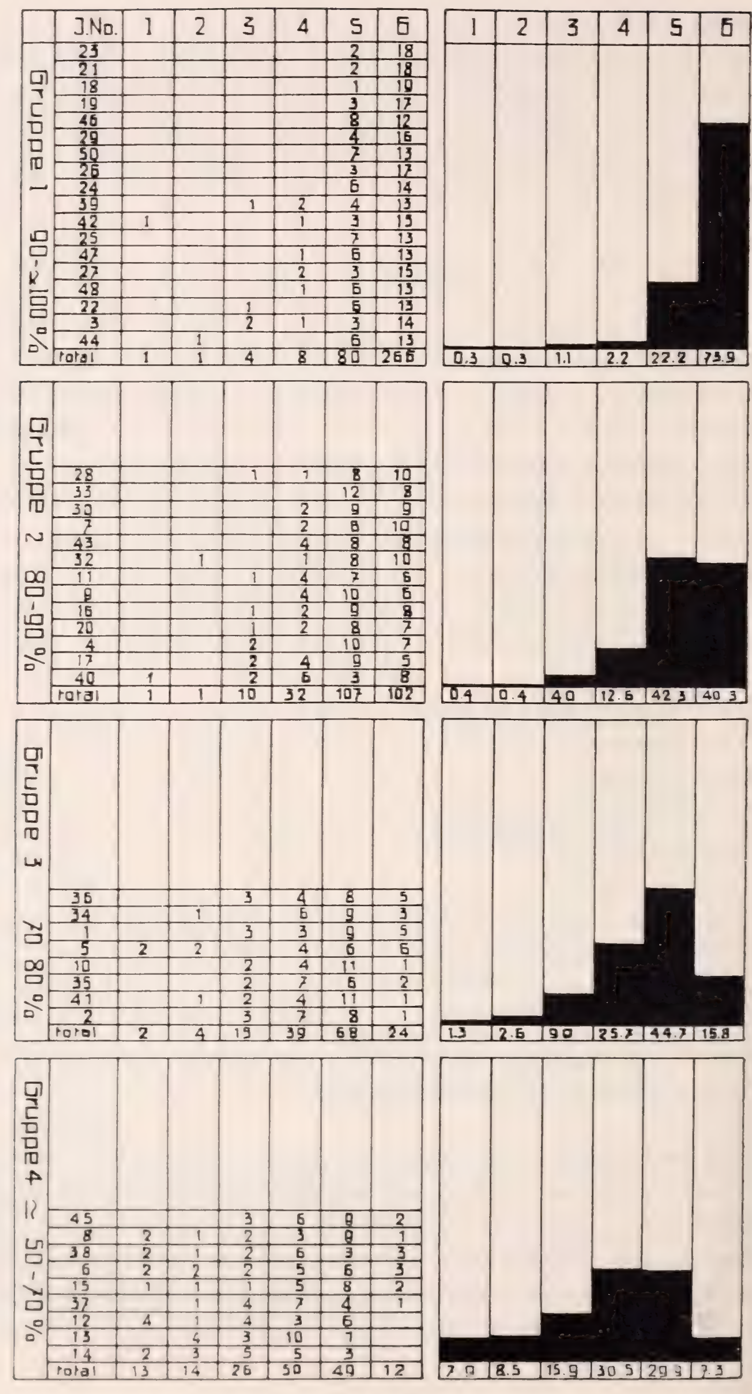
2. Korrelationen.

Die Korrelationen zwischen den verschiedenen Organen der untersuchten Individuen sind für alle vier Gruppen in Abb. 19 zusammengestellt. Dabei wurden sämtliche Organe eines Individuums, wie das bis anhin nur für die Organe des Genitalapparates gemacht wurde, klassifiziert (6 Klassen).

Meine Statistik bezieht sich auf die folgenden 20 Merkmale:

1. Augenfacettenzahl Mittel zwischen links und rechts
2. Fühlergliederzahl „ „ „ „ „
3. Femur, 3. Bein „ „ „ „ „
4. Tarsalglied 3. Bein „ „ „ „ „
5. Vorderflügel „ „ „ „ „
6. Hinterflügel „ „ „ „ „
7. Intersegmentalhaut
8. Afterwolleareale
9. Tegumen
10. Erste Apophysen
11. Zweite Apophysen
12. Penislänge
13. Valven
14. Ect. weibl. Genitalorgane
15. Vas def. distale
16. Vas def. proximale
17. Anhangdrüse (♂)
18. Mes. weibliche Ausführwege
19. Zahl der Eier
20. Quantität des Hodenmaterials.

Für jedes Individuum ist in der Abb. 19 angegeben, wieviele Merkmale der Klasse 1, 2, 3, etc. angehören. Bei Intersex No. 42 (Gruppe 1) z. B. gehören 15 Merkmale der sechsten Klasse, 3 der fünften Klasse, eines der 4. und eines der ersten Klasse an. Für jede Gruppe gibt dann der Summenwert jeder Klasse eine Vorstellung über die Uebereinstimmung im J.-Grade.



Gruppe 1 90-≥100 %

J.No.	1	2	3	4	5	6
23					2	18
21					2	18
18					1	19
19					3	17
46					8	12
29					4	16
50					7	13
26					3	17
24					6	14
39			1	2	4	13
42	1			1	3	15
25					7	13
47				1	6	13
27				2	3	15
48				1	6	13
22			1		6	13
3			2	1	3	14
44		1			6	13
total	1	1	4	8	80	266

Gruppe 2 80-90 %

J.No.	1	2	3	4	5	6
28			1	1	8	10
33					12	8
30				2	9	9
7				2	8	10
43				4	8	8
32		1		1	8	10
11			1	4	7	6
9				4	10	6
16			1	2	9	8
20			1	2	8	7
4			2		10	7
17			2	4	9	5
40	1		2	6	3	8
total	1	1	10	32	107	102

Gruppe 3 70 80 %

J.No.	1	2	3	4	5	6
36			3	4	8	5
34		1		6	9	3
1			3	3	9	5
5	2	2		4	6	6
10			2	4	11	1
35			2	7	6	2
41		1	2	4	11	1
2			3	7	8	1
total	2	4	19	39	68	24

Gruppe4 ≈ 50-70 %

J.No.	1	2	3	4	5	6
45			3	6	9	2
8	2	1	2	3	9	1
38	2	1	2	6	3	3
6	2	2	2	5	6	3
15	1	1	1	5	8	2
37		1	4	7	4	1
12	4	1	4	3	6	
13		4	3	10	7	
14	2	3	5	5	3	
total	13	14	26	50	49	12

Abb. 19.

Die Korrelationen innerhalb der 4 untersuchten Gruppen.

Es zeigt sich dabei recht eindrücklich, dass die Uebereinstimmung im J.-Grad unter den verschiedenen Organen der Individuen der ersten Gruppe (männchenähnliche Intersexe, 90—ca. 100%) gut ist. Prozentual weitaus der grösste Teil der Merkmale (73,9%) gehören der Klasse 6 an. Der Klasse 5 fallen nur noch 22,2% zu und die restlichen 3,9% verteilen sich auf den übrigen J.-Bereich.

Es muss hier aber berücksichtigt werden, dass sich in dieser Gruppe, wie bereits erwähnt, auch Individuen befinden mögen, die vielleicht als normale männliche Tiere betrachtet werden müssen. Mehr als 5 aber können das nicht sein, und es bleibt dabei, dass die Uebereinstimmung in dieser Gruppe sehr gut ist.

Schon in der Gruppe 2 (80%—90%) wird der Schwankungsbereich etwas grösser. Das Maximum liegt hier bei der Klasse 5. Der Wert der Klasse 6 liegt aber nur wenig tiefer. Auch die vierte Klasse enthält bereits 12,6% der Organe. Trotzdem besteht zweifellos auch in dieser Gruppe eine noch einigermassen gute Korrelation.

Wesentlich grösser ist die Streuung in der dritten Gruppe (70%—80%). Noch deutlicher kommt dies in der vierten Gruppe zum Ausdruck. Hier verteilen sich die Merkmale meist auf sämtliche Klassen des J.-Bereiches. Die Uebereinstimmung der verschiedenen Organe im J.-Grad ist also schlecht.

Man kann aus dieser Gruppendarstellung voraussagen, dass die Streuung am grössten sein wird bei F_1-Tieren, die noch etwas näher dem Weibchen stehen, als die Tiere meiner Gruppe 4. Es wäre deshalb wünschenswert gewesen, zur Untersuchung weitere Individuen heranzuziehen, die dem weiblichen Bereich der intersexen Reihe näher stehen. Doch musste ich aus zeitlichen Gründen davon absehen und konnte dies, weil die äussere Morphologie von Tieren dieses J.-Bereiches von Nüesch (1941) an Imagines, von Beyer (1938) an der inneren Morphologie von Puppen und von Keil (1936) an der äusseren Morphologie von F_1-Puppen analysiert wurde. Auch aus diesen Arbeiten geht hervor, dass bei den intermediären Individuen die Streuung im J.-Grad innerhalb eines Tieres am grössten ist und dass die Uebereinstimmung im J.-Grad umso besser wird, je näher ein Tier dem normalen Weibchen steht (Vergl. vor allen Dingen die Arbeit Keil 1936).

Obwohl an diesen Hauptergebnissen nicht zu zweifeln ist,

darf ich es nicht unterlassen, die Daten der Abb. 19 kritisch zu beleuchten. In dieser Tabelle sind, wie aus der Zusammenstellung der verwendeten Merkmale hervorgeht, der weibliche Anteil der Keimdrüse (Eier) und der männliche (Hodenmaterial) getrennt voneinander aufgetragen. Auch die homologen mesodermalen Abschnitte der Ausführwege: prox. Oviduct und Vas def. proximale wurden einzeln aufgeführt. Man wird sich nun fragen, ob nicht die J.-Grade beider Anteile von Organen mit alternativem Charakter, also Eier und Hodenmaterial sowie proximaler Oviduct und Vas def. proximale, etwa hätten gemittelt werden sollen und ob nicht bei getrennter Bewertung der beiden Homologa der Eindruck einer grösseren Streuung entsteht, als sie in Wirklichkeit vorhanden ist. Diese Frage wurde geprüft, und es stellte sich heraus, dass bei Benützung der arithmetischen Mittel der erwähnten homologen Organe die Korrelationstabelle nur unwesentlich verändert wird. Im Gesamten betrachtet bleiben die Variationen praktisch dieselben.

3. Die Organe des Genitalapparates.

Es scheint notwendig, das mengenmässige Verhalten von weiblichen und männlichen Anteilen des Genitalapparates der untersuchten Intersexe auf anschauliche Weise darzustellen. Dabei wählen wir zwei Komplexe des Genitalapparates:

1. Homologe Organe: Ovar—Hoden (Keimdrüse).
2. Organe, die nur in einem Geschlecht vorkommen und zwar: Die Derivate der weiblichen Imaginalscheiben des 8. und 9. Segmentes (ectoderm. weibliche Genitalorgane) und die Derivate des Herold'schen Organes (ectoderm. männliche Genitalorgane).

Was die Keimdrüse betrifft, müssen einige ergänzende Bemerkungen vorausgeschickt werden.

Ich stelle für mein Objekt folgendes fest: Die Eier der intersexen Imagotiere sind, wie bereits erwähnt, im allgemeinen von reifen Eiern normaler Weibchen nicht zu unterscheiden. Goldschmidt gibt für sein Objekt an, dass bei der Umwandlung eines Ovars in den Hoden Phagocyten das weibliche Keimmaterial abbauen. Solche Phagocyten fehlen bei meinem Objekt, wie bereits Seiler

und Beyer zeigten. Auch sind die Eiröhren histologisch gleich wie beim Normaltier, aber mehr oder weniger umfangreich, entsprechend dem bei J.-Tieren vorhandenen Eimaterial. Für die Deutung des Phänomens der Intersexualität wäre es von grösstem Interesse gewesen, die gegenseitigen Lagebeziehungen zwischen Eimaterial und Samenmaterial klarzustellen. Leider gelingt das, wie früher schon gesagt, für die Keimdrüse der Imagotiere nicht mehr mit absoluter Sicherheit, denn die Abgrenzung der Keimfächer ist zumeist undeutlich. Ob auch bei den intersexen Imagotieren vereinzelt Drehfächer vorkommen d. h., Keimfächer, die distal weibliches Material und proximal männliches Material aufweisen, kann ich nicht mit absoluter Sicherheit entscheiden. Insofern stimmen aber meine Beobachtungen an der Keimdrüse der Imagotiere mit den Beobachtungen an den F_1-Raupen und F_1-Puppen überein, als in ein und derselben Keimdrüse Eiröhren und Hodenfächer vereinigt sein können und selbst bei Tieren, die im grossen und ganzen fast rein männlich sind, relativ viele Eier auftreten können (Vergl. J_3, Abb. 20 *a*). Ausserdem kann bei Tieren, die im Gesamten betrachtet intermediär sind (Vergl. J_{12}, Gruppe 4, Abb. 20), ein Ovar von fast weiblichem Umfang vorhanden sein neben wenig Hodenmaterial. Umgekehrt können bei Tieren des gleichen J.-Grades Eier fehlen und fast normale Hoden vorhanden sein (Vergl. J_{37}, Gr. 4, Abb. 20).

Sollte es sich bei meinem Objekt um eine Umwandlung von einem ins andere Geschlecht handeln, so wäre zu erwarten, dass bei den von mir untersuchten Tieren Eimaterial fehlt. Bei meinem Untersuchungsmaterial handelt es sich ja fast ausschliesslich um Individuen, die dem reinen Männchen sehr ähnlich sind.

Die graphische Darstellung (Abb. 20) gibt nun erstens für die Keimdrüse den Anteil der Eier im Vergleich zum Normalweibchen einerseits, anderseits die Menge des Samenmaterials im Vergleich zum normalen Männchen.

Intersex No. 23 (Abb. 20) z. B. mit einem mittleren J.-Grad von 102,8%, hat keine Eier (in der Abb. angezeigt durch ein kleines Quadrat auf der Vertikalen durch den weiblichen o-Wert). Der Hoden ist rein männlich, also 100%. Seine Ausdehnung wird von rechts nach links aufgetragen, bestreicht in diesem Fall also den Bereich von 100—0%. Intersex No. 45 (Gruppe IV), mit einem mittleren J.-Grad von 69,2%, hat an Eiern 40% des normalen

Gruppe	J.No	J.Grad	a Keimdrüse	b Ect. ♀ und ♂ Genitalorgane
Gruppe 1	23	100.8		
	21	100.1		
	18	100.1		
	49	100.7		
	46	100.1		
	29	100.1		
	50	99.5		
	26	98.8		
	24	97.5		
	39	97.3		
	42	97.2		
	25	96.2		
	47	96.2		
	27	95.0		
	48	93.6		
	22	93.1		
	3	92.0		
	44	91.4		
Gruppe 2	28	89.9		
	33	88.1		
	30	87.8		
	7	87.5		
	43	87.1		
	32	85.7		
	11	85.0		
	9	84.7		
	16	82.5		
	20	82.3		
	4	81.7		
	17	81.1		
	40	80.0		
Gruppe 3	36	79.5		
	34	77.2		
	1	77.1		
	5	75.4		
	10	74.2		
	35	73.9		
	41	73.7		
	2	70.6		
Gruppe 4	45	69.2		
	8	67.5		
	38	66.8		
	6	66.0		
	15	64.1		
	37	60.6		
	12	56.2		
	13	49.5		
	14	49.1		

Prozente ♀ 0 10 20 30 40 50 60 70 80 90 100 — ♂ 100 90 80 70 60 50 40 30 20 10 0

ABB. 20.

Graphische Darstellung der weiblichen und männlichen Anteile der Keimdrüse und der ectodermalen Genitalorgane in % vom Normaltier.

Weibchens, was, wie das immer für das weibliche Material gilt, von links nach rechts eingetragen wurde. An Samenmaterial ist schätzungsweise 40% des normalen Männchens vorhanden.

Die graphische Darstellung (Abb. 20 *b*) zeigt zweitens den mengenmässigen Anteil der weiblichen und männlichen ectodermalen Genitalorgane. Das, was vom weiblichen Apparat, also von Bursa, Receptaculum seminis, Kittdrüse und unpaarem Oviduct bei einem J.-Tier vorhanden ist, wird in Vergleich gesetzt zur Ausdehnung dieser Organe beim normalen Weibchen. In entsprechender Weise wurde der Ausbildungsgrad der Derivate des H. O. (Penis und Valven) verglichen mit dem des normalen Männchens.

Gleich wie in der ersten Kolonne (Abb. 20 *a*) wurden auch hier von links nach rechts die weiblichen, von rechts nach links die männlichen Organe mengenmässig aufgezeichnet. Bei J. 28, dem ersten Tier von Gruppe 2 z. B., sind die erwähnten ectodermalen weiblichen Teile an Ausdehnung nur 1/5 so gross (also 20%) wie beim normalen Weibchen. Die Derivate des H. O., Valven und Penis zusammen, erreichen an Ausdehnung 94% des normalen Männchens.

Als Resultat dieser Darstellung zeigt sich, dass in beiden Kolonnen (*a* und *b*), von Gruppe I bis Gruppe IV fortschreitend, der männliche Anteil immer geringer wird. Je näher also ein Intersex in seiner Gesamtorganisation dem normalen Weibchen steht, umso geringer ist der männliche Anteil. Der weibliche Anteil hingegen nimmt von Gruppe IV nach Gruppe I zu allmählich ab und verschwindet vollständig bei den nahezu normalen Männchen. Es müssten natürlich noch Tiere aus dem intermediären bis rein weiblichen Bereich herangezogen werden, also die Daten der Arbeiten von NÜESCH und BEYER. Tut man das, so zeigt sich, dass die weiblichen Merkmale um so vollständiger auftreten, je näher ein Intersex dem normalen Weibchen steht, die männlichen Teile dagegen in dieser Richtung einen immer geringeren Umfang aufweisen.

Im intermediären Bereich der intersexen Reihe liegen, wie die graphische Darstellung (Abb. 20) zeigt, besondere Verhältnisse vor. Die männlichen und die weiblichen Anteile der aufgeführten Organe sind zwar beide nebeneinander vorhanden, erreichen in der Regel aber nur eine geringe Ausdehnung, verglichen mit der Organisationsstufe, welche die entsprechenden Organe beim Nor-

maltier haben. Bei der Keimdrüse treten im intermediären Bereich sogar Fälle auf, bei denen der weibliche und der männliche Anteil nahezu vollständig fehlen.

Analoges kann für andere homologe Organe des Genitalabschnittes, proximaler Oviduct — Vas def. proximale gesagt werden. Hier ist aber die Abschätzung der beiden Anteile noch schwieriger als bei der Keimdrüse und wurde deshalb nicht vorgenommen.

Organe, die nur in einem Geschlecht vorkommen und im andern kein Homologon haben wie die ectodermalen weiblichen und männlichen Genitalorgane (Abb. 20 *b*), zeigen im intermediären Bereich der intersexen Reihe geringere Schwankungen. Hier erreichen die Organe häufig ungefähr die Hälfte der Gesamtausdehnung der entsprechenden Organe beim Normaltier. Es treten aber in der Gruppe 4 auch Fälle auf, bei denen z. B. die ectodermalen weiblichen Teile vollständig fehlen (Vergl. J_8 und J_6, Abb. 20 *b*).

Etwa entsprechende Verhältnisse finden sich bei den Apophysen, also bei Organen, die ebenfalls kein Homologon im andern Geschlecht haben. Sie sind aber statistisch schwer zu erfassen.

Auf die durch diese graphische Darstellung veranschaulichten Beobachtungstatsachen werde ich im nächsten Kapitel zurückkommen.

IX. DEUTUNG DER BEFUNDE

Im Folgenden soll nun geprüft werden, inwiefern die geschilderten Tatsachen mit den in der Einleitung aufgeführten Theorien übereinstimmen und ob eine dieser Theorien den Bau der Solenobia-Intersexe zu erklären vermag.

Dazu greife ich einige Hauptresultate heraus, die besonders wichtig erscheinen.

1. Alle Organe eines intersexen Tieres zeigen eine verhältnismässig gute Uebereinstimmung im Grad der Intersexualität. Dies gilt vor allem, wie meine Resultate dartun, für männchenähnliche Intersexe. Dasselbe gilt aber auch für weibchenähnliche Intersexe, wie aus den Arbeiten von Keil, Beyer und Nüesch hervorgeht. Besonders auffällige Abweichungen zeigen sich im allgemeinen nur

im intermediären Bereich der intersexen Reihe, wo sie allerdings häufig und ziemlich gross sein können.

2. Homologe Organe, die aus geschlechtsdimorphen Zellen bestehen (proximale Gonoducte z. B.), zeigen beim Intersex ein Mosaik von rein weiblichen und rein männlichen Arealen. In der Keimdrüse sind z. B. beiderlei Keimzellen zur vollen Reife entwickelt.

3. Die weiblichen und männlichen mesodermalen und ectodermalen Ausführwege und Kopulationsorgane sind beim Intersex in beiden Geschlechtsausprägungen vorhanden und histologisch rein weiblich bezw. rein männlich differenziert. Bei Intersexen, die dem Männchen nahe stehen, sind die männlichen Ausführwege und Kopulationsorgane mehr oder minder normal ausgebildet. Bei intermediären F_1-Tieren sind beide Teile gleich unvollkommen und bei weibchenähnlichen Intersexen sind die weiblichen Organe dieser Kategorie mehr oder minder vollständig ausgebildet. Die männlichen Teile dagegen erreichen hier nur eine primitive Organisationsstufe.

Konfrontieren wir zunächst diese Tatsache mit dem GOLDSCHMIDT'schen Zeitgesetz, das, wie bereits erwähnt, auf der Annahme beruht, dass in einem bestimmten Zeitpunkt der Entwicklung (Drehpunkt) eine Geschlechtsumkehr stattfindet. Dabei stellen wir fest, dass sämtliche hier aufgeführten Punkte sich mit dem Zeitgesetz nicht oder nur mit Zuhilfenahme von Hilfshypothesen vereinbaren lassen. So würde z. B. die Feststellung, dass alle Organe eines J.-Tieres ein gleiches oder doch ähnliches Mass von Intersexualität aufweisen (Pt. 1), voraussetzen, dass alle Organe gleichzeitig oder doch ungefähr gleichzeitig determiniert werden. Eine solche Annahme steht aber im Wiederspruch mit den Erfahrungen der Entwicklungsmechanik, die darauf hinweisen, dass die verschiedenen Organe eines Individuums in einer ganz bestimmten Reihenfolge determiniert werden. Bei einem geregelten Determinationsgeschehen vermag ferner das Zeitgesetz die grosse Variation, vor allem im intermediären Bereich der intersexen Reihe, nicht zu erklären. Ebensowenig erklärt sich die mangelnde Uebereinstimmung zwischen links und rechts.

Sollte die Entwicklung tatsächlich nach dem Schema: Weibliche Entwicklungsphase — Drehpunkt — männliche Entwicklungsphase

erfolgen, so wäre weiter zu erwarten, dass bei den hier untersuchten Organen irgendwelche Anzeichen vorhanden wären, die auf eine Geschlechtsumkehr im Laufe der Entwicklung hinweisen. Beobachtungen, die in diesem Sinne sprechen würden, habe ich nicht gemacht. Endlich müssten Organe die zu ihrer Ausdifferenzierung nicht mehr genügend Zeit zur Verfügung hatten, auf einem Stadium der Normalentwicklung stehen geblieben sein. Schaut man sich z. B. die Ausbildungen der Ausführwege und Kopulationsorgane intermediärer Tiere daraufhin an, so wird man keine Anhaltspunkte für eine solche Deutung finden.

Was die Keimdrüse anlangt, so konnte, wie aus den Arbeiten von SEILER (1929) und BEYER (1938) hervorgeht, festgestellt werden, dass vereinzelt Keimfächer vorhanden sind, die am proximalen Ende männliches, am distalen Ende weibliches Keimmaterial aufweisen. Solche Befunde können im Sinne von GOLDSCHMIDT's Auffassung gedeutet werden. Unter den bis jetzt bei *Solenobia* untersuchten Keimfächern fand man aber nur ca. 3% Drehfächer (vergl. darüber SEILER 1949). Die restlichen 97% sind normale weibliche und männliche Keimfächer. Die Zahl der Drehfächer ist also so klein, dass sie für das Gesamtproblem kaum von entscheidender Bedeutung sein kann. Ausserdem können diese Drehfächer anders gedeutet werden (vergl. SEILER 1949).

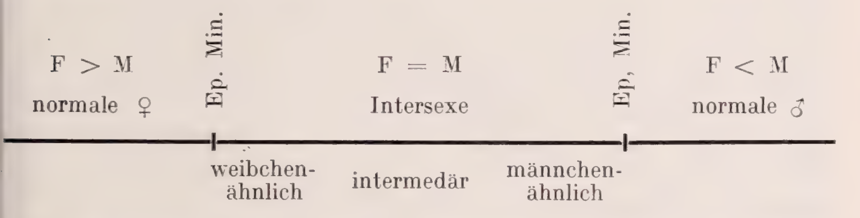
Aus all diesen Tatsachen geht hervor, dass das Zeitgesetz der Intersexualität, den Bau der intersexen *Solenobien* nicht zu erklären vermag.

Da abgesehen von einzelnen Keimfächern ein Drehpunkt nicht nachgewiesen werden kann, ist auch die Auffassung von KOSMINSKY (1935): weibliche Entwicklungsphase — Drehpunkt — intermediäre Entwicklungsphase, auf unser Objekt nicht anwendbar. Bei intermediärer Entwicklung müsste zudem erwartet werden, dass beim Intersex allermindestens die homologen Organe in ihrer Ausbildung zwischen den reinen Geschlechtern stehen. Aus meinen Untersuchungen geht aber hervor, dass z. B. in den proximalen Gonoducten sowohl rein weiblich wie rein männlich ausdifferenzierte Teile nebeneinander auftreten. Auch NÜESCH (1947) schliesst anhand von Untersuchungen der Normalentwicklung der Flügel bei Fumea casta und *Solenobia* triquetrella, dass nichts darauf hindeutet, dass bei Intersexen die Entwicklung erst weiblich, dann intermediär verlaufe.

Baltzer (1937) dürfte mit seiner Annahme, dass gleich von Anfang an beide Geschlechtsfaktoren wirksam sind, den Verhältnissen bei *Solenobia* am ehesten gerecht werden. Seine übrigen Vorstellungen vermögen jedoch das an *Solenobia*-Intersexen ermittelte Tatsachenmaterial nicht zu erklären.

Die Tatsachen, wie sie aus den Arbeiten von Seiler, Keil, Beyer und Nüesch, sowie der vorliegenden Untersuchung hervorgehen, lassen sich von keiner der erwähnten Hypothesen erklären. Sie finden aber eine Deutung in der Arbeitshypothese von Seiler (1949). Das Wesentliche sei hier kurz zusammengefasst:

Die normale Geschlechtsdetermination haben wir dann, wenn entweder F oder M dominiert. Erreicht das Ueberwiegen des einen Faktors ein bestimmtes Mass, das sog. epistatische Minimum, dann ist die Geschlechtsdeterminierung rein genotypisch. Wird jedoch das epistatische Minimum nicht erreicht und halten sich F und M mehr oder minder die Waage, so ist die Entscheidung über das Geschlecht teilweise oder ganz Phänotypisch. (Vergl. nachstehendes Schema.)



Die Seiler'sche Arbeitshypothese macht, um nur die wesentlichen Punkte herauszugreifen, 1. verständlich, dass männliche und weibliche Imaginalscheiben nebeneinander auftreten können und damit auch die aus ihnen hervorgehenden Organe. F und M wirken ja von Anfang an.

2. verstehen wir, dass innerhalb ein und derselben Geschwisterschaft Intersexe aller Grade auftreten können.

3. wird die Tatsache verständlich, dass das sexuelle Mosaik ausserordentlich variabel ist, zwischen linker und rechter Körperseite grosse Asymmetrien auftreten können und der Grad der Intersexualität in den verschiedenen Organen ein und desselben Tieres einer grossen Streuung unterliegt, wenn gleich festgestellt werden muss, dass im Durchschnitt alle Organe eines Tieres unge-

fähr denselben J.-Grad aufweisen. Das ist nach Seiler deshalb der Fall, weil die Determinationsvorgänge bei Schmetterlingen früh in der Entwicklung ablaufen und die phänotypischen Faktoren dann mehr oder minder den ganzen Keim erfassen.

In bezug auf Einzelheiten verweise ich auf Seiler 1949. Hier ist es vielleicht nur noch notwendig auf die in Abb. 20 *a* und *b* dargestellten Ergebnisse hinzuweisen und eine Erklärung für sie zu suchen.

In dieser graphischen Darstellung ist an zwei Beispielen gezeigt, was mengenmässig an weiblichem und männlichem Material vorhanden ist und zwar in Abb. 20 *a*, was an homologem Material, in Abb. 20 *b*, an nicht homologem Material auftritt, entstanden aus den weiblichen Imaginalscheiben des 8. und 9. Segmentes und den Imaginalanlagen des 9. Segmentes.

Aus Abb. 20 *b* geht hervor, dass im allgemeinen die beiden Anteile der hier in Frage stehenden nicht homologen Organe sowohl im männlichen (Gruppe 1—3), wie im intermediären Bereich (Gruppe 4), zusammengenommen ungefähr einen Umfang von sozusagen 100% erreichen, d.h., rein mengenmässig beurteilt so viel, als der Ausdehnung des normal weiblichen oder normal männlichen Ausführapparates entspricht. Daraus lässt sich schliessen, dass sich, jedenfalls in diesem Beispiel, nicht homologe Organe während des Wachstums nicht, oder doch nicht sichtlich beeinträchtigen und dass Material und Raumfragen in diesem Falle eine geringe Rolle spielen.

Andere Verhältnisse zeigt die intersexe Keimdrüse (Abb. 20 *a*). Samen und Eimaterial zusammengenommen erreichen hier, jedenfalls nach meiner statistischen Bewertung, zumeist nicht 100%, vor allem im intermediären Bereich nicht.

Es erhebt sich daher die Frage, ob sich homologe Bildungen beim Intersex während des Wachstums stärker beeinträchtigen als nicht homologe Teile. Leider lässt sich darauf keine eindeutige Antwort geben, da zur Lösung dieses Problems ein viel grösseres Material notwendig gewesen wäre und vor allem Individuen im intermediären Bereich untersucht werden müssten. Es ist aber auch denkbar, dass homologes Material, in unserem Falle Ei- und Samenmaterial, auf die F/M-Balance und auf phänotypische Faktoren anders ansprechen als nicht homologe Organe, die aus rein weiblichen und rein männlichen Imaginalscheiben hervorgehen.

X. LITERATURVERZEICHNIS

a) Frühere Arbeiten über Solenobia:

1937. Beyer, R., *Ueber die Keimdrüse und ihre Ausführwege bei den intersexen F_1-Puppen von Solenobia triquetrella (vorläufige Mitteilung).* Revue suisse de Zool. Bd. 44, S. 319 bis 329.

1940. —— *Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge. VI. Die Keimdrüse und ihre Ausführwege bei den intersexen F_1-Puppen von Solenobia triquetrella.* Z. f. ind. Abst. u. Vererbgsl. Bd. 79, S. 83—142.

1944. Florin, J. *Die Normalentwicklung der männlichen Geschlechtsorgane bei Solenobia triquetrella und Hinblick auf Befunde an Intersexen (vorläufige Mitteilung).* Arch. d. Jul. Klaus-Stiftg. f. Vererbungsforschg., Soz. anthropolog. u. Rassenhyg. Bd. XIX, Heft 3/4.

1945. —— *Beobachtungen über die postembryonale Entwicklung der männlichen Geschlechtsorgane des Schmetterlings Solenobia triquetrella F. R. Ein Beitrag zur Diskussion des Intersexualitätsproblems.* Arch. d. Jul. Klausstiftg. f. Vererbungsforschg., Soz. anthropolog. u. Rassenhyg. Bd. XX, Heft 3/4, S. 363-420.

1935. Keil, I. *Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge. II. Die äussere Morphologie der F_1-Puppen (vorläufige Mitteilung).* Revue suisse de Zool. Bd. 42, S. 427-436.

1936. —— *Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge. II. Die äussere Morphologie der F_1-Puppen aus den Solenobia triquetrella-Kreuzungen.* Z. f. Vererbungsl. Bd. 72, S. 313-360.

1932. Lautenschlager, F. *Die Embryonalentwicklung der weiblichen Keimdrüse bei der Psychide Solenobia triquetrella.* Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere, Bd. 56, S. 121-162.

1937. Nüesch, Hs. *Ueber den Bau der F_1-Imagotiere von Solenobia triquetrella (vorläufige Mitteilung).* Revue suisse de Zool. Bd. 44, S. 309-318.

1941. —— *Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge. VII. Die Morphologie der intersexen F_1-Imagotiere von Solenobia triquetrella F. R.* Arch. d. Jul. Klaus-Stiftg. f. Vererbungsforschg., Soz. anthropolog. und Rassenhyg. Bd. XVI, S. 373-468.

1946. —— *Untersuchungen zu Goldschmidts Zeitgesetz der Intersexualität. Verhandlungen der Schweizer. Naturforschenden Gesellschaft.* S. 161-162.

1947. NÜESCH, Hs. *Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Flügelreduktion bei Fumea casta und Solenobia triquetrella (Lep.) und Deutung der Solenobia-Intersexen.*

1929. SEILER, J. *Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge. I. Die Keimdrüse der intersexen F_1-Raupe.* Roux' Arch. f. Entw. Mech. Bd. 119, S. 543-576.

1935. —— *Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge. III. Der Einfluss von Temperaturfaktoren auf das F_1-Resultat der Solenobia triquetrella-Kreuzungen.* Revue suisse de Zool. Bd. 42, S. 437-445.

1936. —— *Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge. IV. Entwicklungsmechanische Bemerkungen über die intersexen F_1-Puppen aus den Solenobia triquetrella-Kreuzungen*, Z. f. ind. Abst. u. Vererbungsl. Bd. 72, S. 361-377.

1937. —— *Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge. V. Die Solenobia-Intersexe und die Deutung des Phänomens der Intersexualität.* Revue suisse de Zool. Bd. 44, S. 283-307.

1938. —— *Ergebnisse aus der Kreuzung einer diploid-parthenogenetischen Solenobia triquetrella mit Männchen einer bisexuellen Rasse.* Revue suisse de Zool. Bd. 45, S. 405-412.

1939. —— *Zur Fortpflanzungsbiologie einiger Solenobia-Arten.* Mitt. Schweiz. Entomol. Ges. Bd. 17, Heft 9.

1941. —— *Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge. VIII. Warum treten in F_1 der Kreuzung tetraploid-parthenogenetischer Weibchen von Solenobia triquetrella mit Männchen bisexueller Rassen alle Zwischenstufen zwischen den beiden Geschlechtern auf* ? Z. f. ind. Abst. u. Vererbungsl. Bd. 79, S. 473-486.

1942. —— *Resultate aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge.* Arch. d. Jul. Klaus-Stiftung f. Vererbungsforschg., Soz. anthropolog. u. Rassenhyg. Bd. XVII, Heft 3/4.

1945. —— *Analyse eines intersexen Freilandtieres von Solenobia alpicolella R. (Ein Beitrag zum Phänomen der Intersexualität.)* Arch. d. Jul. Klaus-Stiftg. f. Vererbungsforschg., Soz. anthropolog. u. Rassenhyg. Ergänzungsbd. XX, 1945, S. 217-235.

1946. —— *Bemerkungen zu Goldschmidts Interpretation der intersexen Solenobien.* Arch. d. Jul. Klaus-Stiftg. f. Vererbungsforschg., Soz. anthropolog. u. Rassenhyg. Bd. XVI, S. 373-468.

1948. —— *Deutung des Phänomens der Intersexualität.* Verh. d. intern. Zool. Kongress, Paris, Juli 1948.

1949. —— *Das sexuelle Mosaik diploider Intersexe aus der Kreuzung Solenobia triquetrella × S. fumosella (vorläufige Mitteilung).* Experientia, Vol. V, 3, S. 115-116.

1949 *a*. SEILER, J. *Das Intersexualitätsphänomen. Zusammenfassende Darstellung des Beobachtungsmaterials an Solenobia triquetrella (Lepid. Psychidae) und Deutungsversuch.* Experientia, Vol. V/11, — pp. 425—438.

1949 *b*. —— *Resultate aus einer Artkreuzung zwischen Solenobia triquetrella F. R. × Solenobia fumosella H. (Lepid. Psychidae) mit Intersexualität in F_1.* Arch. d. Jul. Klaus-Stiftg. f. Vererbungsforschg., Soz. anthropolog. u. Rassenhyg. Bd. XXIV, S. 124—154.

b) Uebrige zitierte Literatur:

1937. BALTZER, F. *Analyse des Goldschmidt'schen Zeitgesetzes der Intersexualität auf Grund eines Vergleiches der Entwicklung der Bonellia- und Lymantria-Intersexe. — Zeitlich gestaffelte Wirkung der Geschlechtsfaktoren (Zeitgesetz) oder Faktorengleichzeitigkeit (Gen- Gleichgewicht).* Roux' Arch. f. Entw. Mech. Bd. 136, S. 1—43.

1931. DU BOIS, A. M. *Morphologische Untersuchungen über die Entwicklung des Kopulationsapparates der intersexen Weibchen von Lymantria dispar L.* Roux' Arch. f. Entw. Mech. Bd. 124, S. 93—137.

1939. FEDOTOV, D. M. *On the phenomenon of regressive changes in some bag-worms moth (psychidae).* C. R. Acad. Sci. U. R. S. S., N. S. 24, 616-619.

1914. GOLDSCHMIDT, R. und POPPELBAUM, H. *Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen II. Weitere Untersuchungen über die Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere und des Geschlechts.* Z. ind. Abst. u. Vererbgsl. 11, 280-316.

1920. GOLDSCHMIDT, R., SEILER, J., POPPELBAUM, H., MACHIDA, J. *Untersuchungen über Intersexualität.* Z. ind. Abst. u. Vererbgsl. 23, 1—199.

1931. GOLDSCHMIDT, R. *Die sexuellen Zwischenstufen.* Springer-Verlag, Berlin. 517 S., 214 Abb.

1934. —— *Lymantria.* Bibliographica Genetica Bd. XI. 1—186, 75 Abb.

1938. —— *Intersexuality and Development.* The Am. Natur. Vol. LXXII, 228—282.

1938. —— *The Time-Law of Intersexuality.* Genetica, XX, 1—50.

1946. —— *The Interpretation of the Structur of Triploid Intersexes in Solenobia.* Arch. d. Jul. Klaus-Stiftg. f. Vererbungsforschg. Bd. XXI, S. 269-272.

949. —— *The Interpretation of the Triploid Intersexes of Solenobia.* Experientia, Vol. V/11, — pp. 417—425.

928. GÜNTHER, J. *Methoden der Vererbungslehre, in Methodik der wissenschaftlichen Biologie.* Bd. II, S. 502.

1931. HEBERDEY, R. F. *Zur Entwicklungsgeschichte, vergleichenden Anatomie und Physiologie der weiblichen Geschlechtsausführwege der Insekten.* Z. f. Morph. u. Oekol. d. Tiere, Bd. 22, S. 416-586.

1859. HOFMANN, O. *Ueber die Naturgeschichte der Psychiden, einer Insektengruppe aus der Ordnung der Lepidoptera.* Diss. med. fac. Erlangen.

1935. KOSMINSKY, P. A. *Untersuchungen über Intersexualität bei Lymantria dispar L. II. Morphologische Untersuchungen der männlichen Intersexe.* Zool. Journal 14, 271-310 (russisch).

1935. —— *Untersuchungen über Intersexualität bei Lymantria dispar L. IV. Allgemeine Schlussfolgerungen.* Zool. Journal 14, 621-636 (russisch).

1914. POPPELBAUM, H. *Studien an gynandromorphen Schmetterlingsbastarden aus der Kreuzung von Lymantria dispar L. mit japonica Motsch. Mit einer Uebersicht über Ursachen und Interpretation der Gynandromorphie bei Arthropoden überhaupt.* Z. ind. Abst. u. Vererbgsl. 11, 317-354.

1932. ROMEIS, B. *Taschenbuch der mikroskopischen Technik.* Oldenburg, München.

1934. UMBACH, W. *Entwicklung und Bau des Komplexauges der Mehlmotte Ephestia kühniella Zeller, nebst einigen Bemerkungen über die Entstehung der optischen Ganglien.* Z. Morph. Oekol. Tiere, 28, 561-594.

1896 *a.* VERSON, E. und BISSON, E. *Die postembryonale Entwicklung der Ausführwege und der Nebendrüsen beim weiblichen Geschlechtsapparat von Bombyx mori.* Z. f. Zool., Bd. 61, S. 660-694

1896 *b.* —— *Die postembryonale Entwicklung der Ausführwege und der Nebendrüsen beim männlichen Geschlechtsapparat von Bombyx mori.* Z. f. Zool., Bd. 61, S. 318-337.

1933. WEBER, H. *Lehrbuch der Entomologie.* Fischer, Jena, S. 726.

Tabelle A.

…menstellung des Intersexualitätsgrade aller untersuchten Organe von J. 1—J. 11 *(in %)*

Untersuchte Organe	J. 6	J. 8	J. 2	J. 10	J. 5	J. 1	J. 4	J. 9	J. 11	J. 7	J. 3
…n-Facettenzahl l.	61,2	55,3	72,6	86,5	92,8	37,9	88,2	70,5	93,7	105,0	107,5
,, r.	59,5	67,1	52,4	83,1	—	26,5	78,1	82,7	85,7	102,1	121,0
,, M.	60,4	61,2	62,5	84,8	92,8	32,2	83,1	76,6	89,7	103,6	114,2
…r-Gliederzahl l.	—	96,7	80,0	80,0	113,3	70,8	—	—	113,3	130,0	96,7
,, r.	96,7	63,3	61,0	—	—	70,8	—	61,0	96,7	130,0	113,3
,, M.	96,7	80,0	70,5	80,0	113,3	70,8	—	61,0	105,0	130,0	105,0
…-Länge l.	—	75,4	55,2	—	73,3	62,3	—	—	67,0	59,4	88,3
,, r.	60,5	59,6	—	—	—	56,3	—	—	55,0	81,4	95,9
,, M.	60.5	67.5	55,2	—	73,3	59,3	—	—	61,0	70,4	92,1
…länge 1. Bein l.	66,1	48,4	89,5	64,5	77,8	65,3	50,0	56,5	59,1	67,0	69,2
1. ,, r.	58,6	45,7	68,9	62,8	55,4	79,2	56,5	—	80,5	63,9	54,8
1. ,, M.	62,4	47,0	79,2	63,6	66.6	72,2	53,2	56,5	69,8	65,4	62,0
2. ,, l.	40,5	—	76,3	72,8	54,3	71,9	63,8	78,2	87,6	54,7	87,6
2. ,, r.	56,5	65,3	76,9	67,6	57,1	77,3	—	—	82,8	69,5	92,9
2. ,, M.	48,4	65,3	76,6	70,2	55,7	74,6	63,8	78,2	85,2	62,1	90,3
3. ,, l.	55,4	—	67,3	77,7	76,4	76,9	74,6	91,3	91,2	79,9	91,3
3. ,, r.	—	51.9	50.7	71,2	54.1	72,8	79.9	87,7	—	73,7	99,1
3. ,, M.	55,4	51,9	59,0	74,4	65,2	74,8	77,2	89,4	91,2	76,8	95,2
…algglied 1. Bein l.	50,7	78,3	62,7	91,4	73,2	86,7	111,2	76,9	81,6	60,5	87,5
1. ,, r.	55,3	58,6	90.8	78,3	69.1	63.4	86.5	—	104,6	90,1	93,4
1. ,, M.	53,0	68,4	76.8	84.8	71.2	75.0	99.8	76,9	93,1	75,3	90,5
2. ,, l.	84,6	54,8	89,4	80,9	84,6	93,4	96,7	105,2	104,8	80,9	111,5
2. ,, r.	86,9	69,8	70,4	72,7	77,2	89,4	—	—	107,1	92,2	112,3
2. ,, M.	85,8	62,3	79,9	76,8	80,9	91,4	96,7	105,2	106,0	86,5	111,9
3. ,, l.	74,9	81,9	78.8	68.8	62.7	86,4	103,7	79,7	91,5	69,7	98,5
3. ,, r.	60,9	—	90,1	51,3	80,2	94,7	81,9	93,3	71,4	75,8	106,4
3. ,, M.	67,9	81,9	84,4	60,0	71,4	90,6	92,8	86,5	81,4	72,8	102.4
…ibialendsporn l.	69,8	—	84,9	63,9	62,8	84,4	99 0	108 3	—	108,3	83,8
,, r.	—	—	89,6	75,6	88,4	107,3	41,8	104,4	110,7	101,9	120,6
,, M.	69,8	—	87,2	69,8	75,5	95,8	70,4	106,4	110,7	105,1	102,2
,, l.	55,8	72,6	77,2	62,3	70,0	111,0	91,6	108,3	99,3	99,3	118,4
,, r.	—	92,3	85.0	81.5	86,5	96,0	112,1	98,1	87,9	101,9	104,4
,, M.	55.8	82,4	81.2	71,8	78.2	103.5	101,8	103,1	93,6	100,6	111,4
de…ügel links	37,1	—	42,9	—	68,7	76,4	87,9	94,2	—	—	92,1
,, rechts	64,3	—	51,4	—	—	72,1	55,7	86,9	—	—	97.1
,, Mittel	50,7	—	47,2	—	68,7	74,2	71,8	90,6	—	—	94,6
te…ügel links	—	—	44,8	—	67,8	72,4	89,0	85,2	—	—	92,6
,, rechts	55,8	—	37,4	—	—	72,4	79,7	—	—	—	95.4
,, Mittel	55,8	—	41,1	—	67,8	72,4	84,4	85,2	—	—	94,0
rs…mentalhaut	80,0	80,0	80,0	80,0	80,0	80,0	80,0	80,0	80,0	80,0	80,0
r…le-Areale	80,0	80,0	80,0	80,0	80,0	80,0	80,0	80,0	100,0	100,0	100,0
…n	80,0	80,0	80,0	80,0	80,0	80,0	80,0	80,0	80,0	100,0	100,0
p…hysen	100,0	80,0	80,0	80,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	80,0	100,0
p…hysen	80,0	80,0	80,0	80,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
sl…ge	38.0	30.5	—	83.8	75,1	65,0	75.1	82,2	72,8	83.7	72,7
e…	80,0	80,0	60,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
…ct. ♂ Genitalorg.) Mittel	59,0	55,2	60.0	91,6	87,6	82,5	87.6	91,1	86,4	91,8	86,1
♀ …enitalorgane	100,0	100,0	60.0	80,0	100,0	60,0	100,0	100.0	60,0	100,0	100,0
d… distale	0,0	0,0	60,0	40,0	0,0	40,0	100,0	80,0	40,0	100,0	100,0
d… proximale	20,0	20,0	40,0	40,0	0,0	40,0	80,0	60,0	60,0	60,0	80,0
…n…rüse	0,0	0,0	60,0	60,0	20,0	80,0	100,0	60,0	60,0	100,0	100,0
…Ausführwege . . . Mittel	6,7	6,7	53,3	46,7	6,7	53,3	93,3	66,7	53,3	86,7	93,3
♀ …usführwege	80,0	60,0	60,0	60,0	80,0	60,0	40,0	60,0	60,0	60,0	40,0
d… Eier	40,0	80,0	100,0	80,0	60,0	100,0	80,0	100,0	80,0	100,0	60,0
…n…terial	20,0	40,0	80,0	60,0	20,0	80,0	40,0	80,0	80,0	80,0	40,0
…d…e . . . Mittel	30,0	60,0	90,0	70,0	40,0	90,0	60,0	90,0	80,0	90,0	50,0
er… J.-Grad	66,0	67,5	70,6	74,2	75,4	77,1	81,7	84,7	85,0	87,5	92,0
pe…	4		3				2				1



TABELLE B. *Zusammenstellung der Intersexualtitätsgrade aller untersuchten Organe von J_{12}—J_{50} (in %).*

Untersuchte Organe		J. 14	J. 13	J. 12	J. 37	J. 15	J. 38	J. 45	J. 41	J. 35	J. 34	J. 36	J. 40
Augen Facettenzahl	links	55,3	30,1	62,1	41,2	51,1	44,0	37,8	61,6	65,5	69,5	85,0	67,7
	rechts	47,8	39,4	67,6	26,6	—	50,1	24,9	—	—	58,6	76,0	68,9
	Mittel	51,6	34,8	64,8	33,9	51,1	47,0	31,4	61,6	65,5	64,0	80,5	68,3
Fühler Gliederzahl	links	30,0	61,0	61,0		3,3	70,9	44,8	84,2	61,8	70,9	98,1	21,1
	rechts	61,0	46,7	61,0	25,4	13,3	52,7	31,6	57,9	52,7	61,8	80,0	5,3
	Mittel	45,5	53,8	61,0	25,4	5,0	61,8	38,2	71,0	57,2	66,4	89,0	7,9
Femurlänge 3. Bein	links	11,1	36,2	49,8	67,0	44,0	67,0	88,5	98,3	97,5	99,6	111,3	104,2
3.	rechts	39,7	14,3	43,8	70,0	—	71,4	83,6	91,0	86,5	77,9	108,4	101,4
3.	Mittel	25,4	25,2	46,5	68,5	44,0	69,2	86,0	94,6	92,0	88,8	109,8	102,8
1. Tarsalglied 3. Bein	links	49,2	33,0	48,7	—	59,2	—	111,5	99,4	73,0	—	73,0	125,6
3.	rechts	40,0	26,0	42,6	—	—	—	99,4	78,0	44,4	—	73,0	118,5
3.	Mittel	44,6	29,5	45,6	—	59,2	—	105,4	88,7	58,7	—	73,0	122,0
Vorderflügel	links							73,5			92,5	100,0	105,9
	rechts							69,1	79,4		—	—	107,4
	Mittel	—	—	—	—	—	—	71,3	79,4	—	92,5	100,0	106,6
Hinterflügel	links	—	—	—	—	—	—	83,0	—	—	77,4	85,2	107,5
	rechts	—	—	—	—	—	—	73,6	—	—	75,6	—	107,5
	Mittel							78,3			76,5	85,2	107,5
Intersegmentalhaut		80,0	60,0	80,0	80,0	80,0	80,0	80,0	80,0	80,0	80,0	80,0	80,0
Afterwolle-Areale		80,0	60,0	40,0	60,0	80,0	60,0	80,0	60,0	60,0	80,0	80,0	80,0
Tegumen		60,0	60,0	80,0	60,0	80,0	80,0	80,0	80,0	80,0	80,0	80,0	100,0
1. Apophysen		60,0	40,0	80,0	80,0	80,0	100,0	60,0	80,0	—	100,0	100,0	100,0
2. Apophysen		40,0	60,0	80,0	80,0	80,0	100,0	80,0	80,0	80,0	80,0	100,0	100,0
Penislänge		46,1	59,7	37,2	67,0	76,7	68,0	71,7	74,4	75,9	85,3	76,5	68,5
Valven		60,0	60,0	80,0	40,0	100,0	100,0	60,0	80,0	60,0	100,0	60,0	100,0
H. O. ect. ♂ Genitalorg.	Mittel	43,0	49,8	58,6	43,5	88,4	84,0	65,8	87,2	78,0	92,6	58,2	84,2
Ect. ♀ Genitalorgane		60,0	60,0	60,0	60,0	60,0	60,0	60,0	80,0	80,0	80,0	60,0	60,0
Vas def. distale		0,0	40,0	0,0	40,0	80,0	0,0	80,0	40,0	40,0	20,0	40,0	40,0
Vas def. proximale		20,0	20,0	0,0	40,0	60,0	20,0	60,0	40,0	40,0	60,0	40,0	40,0
Anhangdrüse		0,0	60,0	0,0	60,0	100,0	0,0	100,0	20,0	60,0	60,0	60,0	60,0
Mes. ♂ Ausfuhrwege	Mittel	6,7	40,0	0,0	46,7	80,0	6,7	80,0	33,3	80,0	46,7	46,7	46,7
Mes. ♀ Ausfuhrwege		40,0	80,0	80,0	60,0	60,0	60,0	60,0	60,0	60,0	60,0	60,0	60,0
Zahl der Eier		80,0	60,0	0,0	100,0	80,0	80,0	60,0	80,0	100,0	80,0	100,0	80,0
Hodenmaterial		20,0	20,0	20,0	80,0	20,0	40,0	40,0	60,0	80,0	60,0	40,0	60,0
Keimdrüse	Mittel	50,0	40,0	10,0	90,0	50,0	60,0	50,0	70,0	90,0	70,0	70,0	70,0
Mittlerer J. Grad		49,1	49,5	56,2	60,6	64,1	66,8	69,2	73,7	73,9	77,2	79,5	80,0
Gruppe					4					3			

Untersuchte Organe		J. 17	J. 20	J. 16	J. 32	J. 43	J. 30	J. 33	J. 28	J. 44	J. 22	J. 48	J. 27	J. 47
Augen Facettenzahl	links	63,1	65,0	61,5	63,9	66,9	83,0	80,5	74,2	117,9	88,1	86,8	5,4	62,5
	rechts	51,3	92,4	90,0	—	58,0	50,8	74,8	17,2	57,6	88,4	87,1	108,2	75,0
	Mittel	57,2	78,7	75,8	63,9	62,4	66,9	77,6	45,7	87,8	88,2	86,9	56,8	68,8
Fühler Gliederzahl	links	—	43,7	59,4	25,4	84,2	90,6	98,1	98,4	18,4	36,0	84,2	28,1	136,9
	rechts	98,4	51,6	82,8	—	84,2	75,0	98,1	28,1	31,6	—	84,2	90,6	136,9
	Mittel	98,4	47,6	71,1	25,4	84,2	82,8	98,1	63,2	25,0	36,0	84,2	59,4	136,9
Femurlänge 3. Bein	links	—	87,6	113,8	90,9	91,4	95,4	96,5	112,5	98,3	113,8	103,9	113,8	103,1
3.	rechts	86,3	99,9	78,6	90,9	95,8	103,9	97,5	114,5	103,2	110,5	108,1	113,8	103,1
3.	Mittel	86,3	93,8	96,2	90,9	93,6	99,6	97,0	113,5	100,8	112,6	106,0	113,8	103,1
1. Tarsalglied 3. Bein	links	—	107,9	66,5	—	129,4	98,6	86,6	109,8	121,1	102,0	101,5	118,4	99,4
3.	rechts	62,2	121,8	83,0	115,3	121,1	92,9	84,0	110,5	111,0	101,5	119,0	112,7	99,9
3.	Mittel	62,2	114,8	74,8	115,3	125,2	95,8	85,3	110,2	116,0	101,8	110,0	115,6	99,6
Vorderflügel	links	114,5		114,5	107,2	105,9	113,0	107,2	116,0	88,2	113,0	105,9	111,7	107,4
	rechts	—		110,0	105,8	104,4	—	110,1	114,5	—	110,0	103,0	114,5	107,4
	Mittel	114,5		112,2	106,5	105,2	113,0	108,6	115,2	88,2	111,5	104,4	113,1	107,4
Hinterflügel	links	113,9	—	113,0	102,0	107,5	113,0	111,1	113,0	103,8	114,9	107,5	113,0	109,5
	rechts	—	—	113,0	95,4	108,5	111,0	111,1	114,9	105,6	113,0	79,4	113,0	102,0
	Mittel	113,9	—	113,0	98,7	108,0	112,0	111,1	114,0	104,7	114,0	93,4	113,0	105,8
Intersegmentalhaut		80,0	80,0	80,0	80,0	80,0	80,0	80,0	80,0	100,0	80,0	100,0	100,0	80,0
Afterwolle-Areale		80,0	60,0	60,0	80,0	80,0	80,0	80,0	80,0	80,0	80,0	80,0	100,0	100,0
Tegumen		80,0	80,0	80,0	80,0	80,0	80,0	80,0	80,0	100,0	80,0	100,0	80,0	80,0
1. Apophysen		80,0	80,0	80,0	100,0	100,0	100,0	80,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
2. Apophysen		80,0	100,0	80,0	80,0	80,0	80,0	80,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
Penislänge		85,4	89,0	78,5	73,8	71,2	84,2	78,5	88,0	94,8	84,2	79,0	91,6	87,4
Valven		100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
H. O. ect. ♂ Genitalorg.	Mittel	92,7	94,5	89,2	86,9	85,6	92,1	89,2	94,0	97,4	92,1	89,5	95,8	93,7
Ect. ♀ Genitalorgane		80,0	80,0	100,0	100,0	100,0	80,0	80,0	80,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
Vas def. distale		40,0	100,0	100,0	100,0	80,0	100,0	100,0	100,0	100,0	80,0	100,0	100,0	100,0
Vas def. proximale		60,0	80,0	80,0	80,0	60,0	80,0	80,0	80,0	80,0	100,0	80,0	80,0	80,0
Anhangdrüse		40,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	106,0	100,0	100,0
Mes. ♂ Ausfuhrwege	Mittel	46,7	93,3	93,3	93,3	80,0	93,3	93,3	93,3	93,3	93,3	93,3	93,3	93,3
Mes. ♀ Ausfuhrwege		60,0	60,0	40,0	80,0	60,0	60,0	80,0	80,0	80,0	100,0	60,0	80,0	80,0
Zahl der Eier		100,0	100,0	100,0	100,0	80,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
Hodenmaterial		80,0	80,0	60,0	80,0	60,0	80,0	80,0	80,0	80,0	100,0	80,0	100,0	80,0
Keimdrüse	Mittel	90,0	90,0	80,0	90,0	70,0	90,0	90,0	90,0	90,0	100,0	90,0	100,0	90,0
Mittlerer J. Grad		81,4	82,3	82,5	85,7	87,1	87,8	88,1	89,9	91,4	93,1	93,6	95,0	96,2
Gruppe					2									

Untersuchte Organe		J. 25	J. 42	J. 39	J. 24	J. 26	J. 50	J. 29	J. 46	J. 19	J. 18	J. 21	J. 23
Augen Facettenzahl	links	90,5	54,8	94,4	92,0	97,6	90,0	110,2	74,2	93,4	82,0	98,7	104,8
	rechts	99,5	55,2	93,5	87,6	91,7	86,8	109,6	67,7	91,3		97,2	104,2
	Mittel	95,0	55,0	94,0	89,8	94,6	88,4	109,9	71,0	92,4	82,0	98,0	104,5
Fühler Gliederzahl	links	90,6	5,3	110,5	82,8	90,6	97,4	106,1	110,5	106,1	106,1	90,6	98,4
	rechts	90,6		110,5	82,8	90,6	84,2	106,1	110,5	114,1	106,1	98,4	98,4
	Mittel	90,6	5,3	110,5	82,8	90,6	90,8	106,1	110,5	110,1	106,1	94,5	98,4
Femurlänge 3. Bein	links	113,8	135,1	120,1	109,8	95,5	119,0	114,0	117,0	98,7	112,1	123,5	114,5
3.	rechts	109,8	135,1	120,1	109,8	108,8	115,5	111,7	118,5	121,0	110,5	122,5	112,[illegible]
3.	Mittel	111,8	135,1	120,1	109,8	102,2	117,2	112,8	117,8	109,8	111,3	123,0	113,7
1. Tarsalglied 3. Bein	links	95,4	158,6	124,0	116,1	62,5	129,5	110,1	142,0	107,9	103,8	105,7	11[illegible]
3.	rechts	99,5	158,6	124,6	112,0	116,1	129,5	107,9	151,4	109,8	99,5	107,9	118,0
3.	Mittel	97,4	158,6	124,3	114,0	89,3	129,5	109,0	146,7	108,5	101,6	106,8	117,8
Vorderflügel	links	116,0	122,0	111,8	108,9		119,1	110,0	119,1	117,5	110,0	114,5	116,0
	rechts	117,2	120,5	113,2	107,0	117,2	117,8	111,7	126,5	116,0	110,0	114,5	117,3
	Mittel	116,6	121,2	112,5	108,0	117,2	118,4	110,8	122,8	116,8	110,0	114,5	116,6
Hinterflügel	links	116,8	126,3	116,1	111,0	118,6	—	114,9	120,8	109,2	113,0	114,9	118,6
	rechts	116,8	124,5	116,1	109,2	—	116,1	113,0	120,8	109,2	109,5	—	118,6
	Mittel	116,8	125,4	116,1	110,1	118,6	116,1	114,0	120,8	109,2	111,2	114,9	118,6
Intersegmentalhaut		80,0	100,0	80,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
Afterwolle-Areale		100,0	80,0	80,0	80,0	100,0	100,0	100,0	80,0	100,0	100,0	100,0	100,0
Tegumen		80,0	80,0	100,0	80,0	80,0	80,0	80,0	80,0	80,0	100,0	80,0	80,0
1. Apophysen		100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
2. Apophysen		100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
Penislänge		88,5	104,5	91,1	85,8	91,6	88,7	91,0	89,5	82,8	91,0	93,2	92,1
Valven		100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
H. O. ect. ♂ Genitalorg.	Mittel	94,2	102,2	95,6	92,9	95,8	94,4	95,5	94,8	91,4	95,0	96,6	96,0
Ect. ♀ Genitalorgane		100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
Vas def. distale		80,0	80,0	40,0	80,0	80,0	80,0	100,0	80,0	80,0	100,0	80,0	80,0
Vas def. proximale		80,0	100,0	60,0	100,0	100,0	80,0	80,0	80,0	100,0	100,0	100,0	100,0
Anhangdrüse		100,0	100,0	60,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
Mes. ♂ Ausfuhrwege	Mittel	86,7	93,3	53,3	93,3	93,3	86,7	93,3	86,7	93,3	100,0	93,3	93,3
Mes. ♀ Ausfuhrwege		80,0	100,0	80,0	100,0	100,0	80,0	80,0	80,0	100,0	100,0	100,0	100,0
Zahl der Eier		100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
Hodenmaterial		80,0	100,0	80,0	100,0	100,0	80,0	80,0	80,0	100,0	100,0	100,0	100,0
Keimdrüse	Mittel	90,0	100,0	90,0	100,0	100,0	90,0	90,0	90,0	100,0	100,0	100,0	100,0
Mittlerer J. Grad		96,2	97,2	97,3	97,5	98,8	99,5	100,1	100,1	100,7	101,1	101,4	102,8
Gruppe					1								



Tome 57, nº 6. — Avril 1950

Zoologische Anstalt der Universität Basel
Vorsteher: Prof. Dr. A. Portmann

Histologische Studien am Wolff'schen Körper (Mesonephros) der Vögel und über seinen Umbau zu Nebenhoden und Nebenovar

von

Hans Rudolf STAMPFLI

Mit 26 Textabbildungen.

INHALTSVERZEICHNIS

EINLEITUNG

Die umfangreiche Literatur, die sich mit der Histologie der definitiven wie auch der embryonalen Nieren befasst, lässt sich in 2 Gruppen einteilen:

Einerseits handelt es sich um rein anatomisch-mikroskopische Beiträge zur Entwicklung und zum Aufbau der einzelnen Nierenelemente, wie z. B. des Glomerulus oder der Kanälchen und deren Unterteilung in verschiedene Abschnitte. Während schon früh die menschliche Niere analysiert wurde, war man jedoch, was die komplizierte Entwicklung dieses Organs anbetrifft, gezwungen, embryonales Material verschiedener Tierformen als Untersuchungsobjekt herbeizuziehen. Dies hatte zur Folge, dass die schon seit längerer Zeit bekannten, aber meist nur äusserlich-morphologisch beschriebenen Vor- und Urnieren mehr in den Vordergrund rückten. Man begnügte sich jedoch meistens mit der Abklärung ihrer komplizierten Anfangsentwicklung, bei älteren

Stadien versuchte man höchstens noch den grobhistologischen Bau abzuklären. Erst in letzter Zeit, nachdem sowohl Entwicklung wie auch die Feinstruktur der Nachnieren bis ins Détail bekannt waren, kam man dazu, auch Pro- und Mesonephros histologisch genauer zu untersuchen, wobei aber die Vögel eher stiefmütterlich behandelt wurden.

Anderseits handelt es sich bei der Nieren-Literatur um Arbeiten, die mit physiologischer Zielsetzung an Hand histologischer Bilder verschiedene Funktionsstadien abzuklären und abzugrenzen versuchen. Viel beschrieben wurden die angeblich funktionellen Variationen im Epithel der Nierenkanälchen, wie z. B. die periodisch schwankende Höhe oder die Ausstossung von Sekretblasen in das Lumen. Die meisten der beschriebenen Zustände aber lassen sich auf Fixierungseinflüsse zurückführen, wie sie beim äusserst empfindlichen Nierengewebe sehr oft auftreten und die die endgültige Beurteilung der beobachteten Tatsachen meist erschweren, wenn nicht gar verunmöglichen.

Die vorliegende Arbeit befasst sich mit beiden Gebieten; als Untersuchungsobjekt diente die Urniere (Mesonephros, WOLFF'scher Körper) der Vögel. Unser Ziel war, ihre histologische Struktur abzuklären. Zugleich wurde versucht, ihre immer noch fragliche Funktion zu beweisen, und dies bei verschiedenen, in ihrer systematischen Stellung und Lebensweise stark voneinander abweichenden Arten. Dadurch wird es möglich, die Bedeutung dieses embryonalen Organes zu erfassen, sodass die von PORTMANN (1935, 1938) an Hand anatomischer und morphologischer Unterschiede abgegrenzten Ontogenese-Typen auch auf Grund der embryonalen Niere untersucht werden können.

Da über die erste Entwicklung des WOLFF'schen Körpers von früheren Autoren erschöpfend berichtet wird, war es unnötig, in dieser Arbeit noch näher darauf einzugehen. Als Ausgangspunkt wurde dasjenige Stadium gewählt, bei dem die ersten Kanälchen in ihren Hauptteilen vorhanden, aber noch nicht ausdifferenziert sind.

Im Folgenden wurde die Differenzierung dieser Nierenelemente bis zum Endstadium beobachtet, ihr anschliessender Abbau und Umbau zu den Teilen des Nebenhodens und des Nebenovars, wozu es unerlässlich war, eine möglichst lückenlose Serie von Jungvögeln zu untersuchen und auch das Endstadium, der Nebenhoden und das Nebenovar des Adulttieres miteinzubeziehen.

Ich möchte es nicht versäumen, meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. A. Portmann an dieser Stelle für seine Anregung und sein ständiges Interesse meiner Arbeit gegenüber aufs herzlichste zu danken, wie auch allen denjenigen, die mir bei der Beschaffung des oft nicht leicht erhältlichen Materials behilflich waren.

MATERIAL UND TECHNIK

Insgesamt wurden 11 Arten betrachtet. Bei der Auswahl musste darauf geachtet werden, Vertreter von möglichst verschiedenen systematischen Gruppen herbeizuziehen.

Als Nestflüchtertypen sind vertreten:

Haushuhn, *Gallus domesticus* L., mit einer Brutdauer von 21 Tagen, (3 Rassen: blaue Holländer, blaue Holländer × Leghorn, Barnevelder),
Flusseeschwalbe, *Sterna hirundo* L., Brutdauer 20 Tage,
Wachtel, *Coturnix coturnix* L., Brutdauer 18 Tage.

Nesthockertypen:

archaische Formen:

Alpensegler, *Apus melba* L., Brutdauer 20 Tage,
Mauersegler, *Apus apus* L., Brutdauer 18 Tage.

evoluierte Formen:

Amsel, *Turdus merula* L., Brutdauer 14 Tage,
Star, *Sturnus vulgaris* L., Brutdauer 14 Tage,
Haussperling, *Passer domesticus* L., Brutdauer 14 Tage,
Mönchsgrasmücke, *Sylvia atricapilla* L., Brutdauer 14 Tage,
Mehlschwalbe, *Delichon urbica* L., Brutdauer 14 Tage,
Wellensittich, *Melopsittacus undulatus* Gould, Brutdauer 18 Tage.

Besonders genau untersucht wurden Huhn, Alpensegler und Amsel, bei denen auch die postembryonale Umbildung des Mesonephros zum Nebenhoden und Nebenovar sowie der Adultzustand in Bezug auf diese Organe betrachtet wurde. Da kein Adulttier des Alpenseglers untersucht werden konnte, wurde an seiner Stelle der ihm nahe verwandte und häufiger vorkommende Mauersegler genommen.

Die übrigen 8 Arten dienten zur Kontrolle und zur eventuellen Ausweitung der Ergebnisse wie natürlich auch zur vergleichenden Betrachtung. — Insgesamt werden 122 Schnittserien angefertigt, wovon 27 auf das Huhn, 21 auf den Alpensegler und 24 auf die Amsel fallen. Die übrigen verteilen sich ungefähr gleichmässig auf die andern Arten.

Mit Ausnahme vom Huhn, dessen Eier und Junge von Geflügelfarmen genau datiert bezogen werden konnten und vom Alpensegler, die wir von einer kontrollierten Brutkolonie in Solothurn erhielten, wurde das Material im Freien gesammelt, und, wenn nötig, im Brutschrank weitergebrütet.

Die für die vorliegende Arbeit wichtige Altersbestimmung der Tiere bot beim embryonalen Material oft Schwierigkeiten. Das Alter der Jungvögel war durch die tägliche Kontrolle der Nester und Notierung des Schlüpftages leicht zu ermitteln. Das Alter der Embryonen musste an Hand des beobachteten Schlüpftages rückschauend ermittelt werden und wurde dann noch durch vergleichende Messungen bekräftigt. Als Schlüpftag werden die 24 Stunden vor dem Schlüpfmoment bezeichnet, als 1. Postembryonaltag die darauf folgenden 24 Stunden. — Als Abkürzungen gelten e für embryonal, pe für postembryonal.

Da das Nierengewebe schon einige Minuten nach dem Tode post-mortale Veränderungen zeigt und oft durch die verschiedenen Fixierungsbehandlungen die Feinstrukturen sich stark ändern, wurde auf die Fixierungstechnik grossen Wert gelegt. Zur Anwendung gelangten die Gemische von Bouin, Bouin-Dubosq-Brasil, Heidenhain's Susa, Carnoy und Formol. Zum weiteren Vergleich wurden auch noch einige mit Zenker fixierte Embryonen aus dem Materialvorrat des zoologischen Institutes herangezogen.

Jüngere Embryonen (ca. bis 5. e-Tag) wurden ganz fixiert; bei den älteren war es unbedingt notwendig, sie ventral zu öffnen und den Darmtractus und die Leber herauszupräparieren, um eine einwandfreie Fixierung zu erhalten. Sämtliche Embryonen wurden ebend in die Flüssigkeit gebracht. Die Jungvögel und die Adulttiere wurden chloroformiert, sofort ausgeweidet und der craniale Teil der Niere mit den aufsitzenden Gonaden fixiert. Die Dauer der Fixierung betrug rund 24 Stunden, ausgenommen bei Carnoy, wo 30 Minuten bis 2 Stunden, je nach Objektgrösse, genügen. — Im llgemeinen ist zu sagen, dass alle Gemische dasselbe Bild ergaben,

am klarsten erschien es bei Susa und Bouin, bei Carnoy-Behandlung ist oft der Rand des Organs überfixiert.

Zur Herstellung der Präparate wurde die Methylbenzoat-Celloidin-Methode von Péterfi benutzt in Verbindung mit der nachträglichen Behandlung mit Benzol und Paraffineinbettung, die sich sehr bewährte. Beim Jungvogelmaterial durfte die Entwässerung im absoluten Alkohol nur kurz vorgenommen werden, da ein längeres Liegenlassen die Nieren ausserordentlich härtet und das Schneiden erschwert.

Die mit Eiweissglycerin aufgeklebten 7 (—10) μ dicken Schnitte wurden gefärbt mit M. Heidenhain's Eisenhämatoxylin mit Nachfärbungen in Säureorange G, Eosin und Benzopurpurin, Heidenhain's Azan und Methylblau-Eosin nach Mann mit einer Zugabe von Säureorange G zur besseren Hervorhebung der plasmatischen Strukturen.

Einige Serien wurden mit der Cyclonlack-Methode behandelt, bei welcher die Schnittbänder, auf Glasplatten aufgeklebt und gefärbt, mit dem dünnflüssigen Lack übergossen werden und nach dem Trocknen die erstarrte Lackfolie samt den Schnitten abgehoben wird, worauf die einzelnen, ausgewählten Schnitte ausgeschnitten und mit Canadabalsam auf normale Objektträger eingedeckt werden.

Die Zeichnungen wurden mit dem Abbé'schen Zeichnungsapparat ausgeführt, als mikroskopische Optik dienten Zeiss-Objektive und -Okulare verschiedener Grösse.

I. MORPHOLOGISCHER TEIL

1. Allgemeines.

In Bezug auf die Urniere, ihrer Entwicklung, ihrem Aufbau und Abbau lässt sich die Brutdauer aller untersuchten Arten in 4 gleiche Teile einteilen. Besonders deutlich ist dies bei der histologischen Betrachtung, lässt sich aber auch schon äusserlich an der Form und der Lage der Urniere erkennen. Die Unterschiede, die bei den verschiedenen Arten zutage treten, lassen sich, abgesehen von der Grösse, nur histologisch erfassen, äusserlich-morphologisch verhalten sie sich gleich.

Da die Brutdauer der einzelnen Arten nach Individuum, Rasse

und Witterungsverhältnissen variieren kann, kann sich auch ihre Einteilung in Viertel verschieben. — Da die morphologische, noch mehr aber die gesamte histologische Betrachtung sich auf dieser Vierteleinteilung der Brutzeit aufbaut, sei hier ihre zeitliche Abgrenzung der 3 genauer untersuchten Arten wie auch eines Vertreters mit 18 Tagen Brutdauer angegeben. Sämtliche anderen untersuchten Arten zeigen dieselbe Einteilung wie der Vertreter ihrer Brutzeit:

Art	1. Viertel	2. Viertel	3. Viertel	4. Viertel
Huhn	1.—5. Tag	5.—10. Tag	10.—15½. Tag	15½.—21. Tag
Alpensegler	1.—5. Tag	5.—10. Tag	10.—15. Tag	15.—20. Tag
Amsel	1.—3½. Tag	3½.— 7. Tag	7.—10½. Tag	10½.—14. Tag
Wachtel	1.—4½. Tag	4½.— 9. Tag	9.—13½. Tag	13½.—18. Tag

2. Der embryonale Meso- und Metanephros.

Erstes Viertel der Brutzeit.

Auffallend ist, bei Eröffnung der Körperhöhle bei Embryonen des ersten Viertels, die relative Grösse der Urnieren. Sie liegen ganz dorsal, beidseitig der Wirbelsäule und haben eine spindelartige Form. Auf der Medialseite beider Nieren, ungefähr in der Mitte ihrer Längenausdehnung gelegen, erkennt man die in Bildung begriffenen Gonaden (Keimepithel), die sich aber nur durch ihre hellere Färbung und glattere Oberfläche vom Untergrund abhebèn; plastisch gut gegen ihre Umgebung abgegrenzt sind sie erst am Ende des 1. Viertels. — Die Urniere lässt eine Querstreifung erkennen, die von der hier noch deutlich metameren Anordnung der Kanälchen herrührt (Abb. 1).

Die durchschnittliche Längenausdehnung des Mesonephros beträgt 3.5 mm, die Breite (in Gonadenhöhe gemessen) 0.5 mm. Die Gonaden weisen eine Länge von 0.8 mm und eine Breite von 0.1 mm auf. Die Artunterschiede sind noch gering, sowohl was Nieren wie Gonaden anbetrifft, da die Entwicklung der ersten Tage bei sämtlichen Vögeln sehr gleichartig verläuft.

Um die relative Grösse zu erfassen, wurde eine Längenmessung am Embryo ausgeführt; unter KE verstehen wir diejenige Strecke, die von der Kloake (oder, bei jüngeren Stadien, vom Ort

wo sie sich bildet) zum cranialen Ansatzpunkt der Vorderextremität reicht. Eine Nacken-Steisslänge würde durch die stark variierende Krümmung des Halses keinen Vergleichswert geben, während die Krümmung des Rumpfes allein nur gering ist.

Die Länge KE beträgt im 1. Viertel bei allen Arten durchschnittlich 4 mm, woraus zu sehen ist, dass die Urniere zum Beginn der Brutzeit in ihrer Längenausdehnung fast die ganze Körperhöhle beansprucht.

Zweites Viertel der Brutzeit.

Im Verlauf der nächsten Bruttage verdickt sich die Urniere im caudalen Teil, die Gonaden werden heller und heben sich körperlich von ihrer Unterlage ab. So erreicht der Mesonephros in der Mitte des zweiten Viertels eine Form, wie sie Abb. 2 zeigt. Die Grundform ist eine Spindel, deren Achsen caudal in einem Winkel von 40—50 Grad aufeinander stehen. Da die individuelle Verschiedenheit aber gross ist, so entstehen oft von obiger Grundform mehr oder weniger abweichende Bilder. Der am oberen Ende der Urniere aufsitzende spitze Ausläufer, der noch von einem Rest des Vornierenganges begleitet wird, verschwindet während den folgenden Tagen vollständig. Die Gonaden sind deutlich in die Länge gewachsen und können eventuell schon eine Rechts-Links-Verschiedenheit zeigen, die allerdings, wenn sie nicht stark ausgeprägt ist, noch nichts mit einer Geschlechtsdifferenzierung zu tun hat (Kummerlöwe 1930). — In der Nähe der Gonaden, neben der Aorta am cranialen Ende des Mesonephros gelegen, erkennt man die beiden Nebennieren.

Durch die an allen vorhandenen Tieren, sowohl an der linken wie an der rechten Urniere vorgenommenen Messungen erhalten wir für die Mitte des 2. Viertels folgende Mittelwerte für Niere und Gonade:

Art	Mesonephros-Länge	Mesonephros-Breite in Gonaden-Höhe	Gonaden-Länge Mittelwert von links u. rechts	Gonaden-Breite Mittelwert von links u. rechts	KE
Huhn (8. Tg.)	5.0 mm	2.2 mm	2.0 mm	0.5 mm	7.5 mm
Alpensegler (7./8. Tag)	2.4 mm	1.1 mm	1.0 mm	0.2 mm	4.5 mm
Amsel (6. Tg.)	3.2 mm	1.3 mm	1.2 mm	0.2 mm	6.0 mm

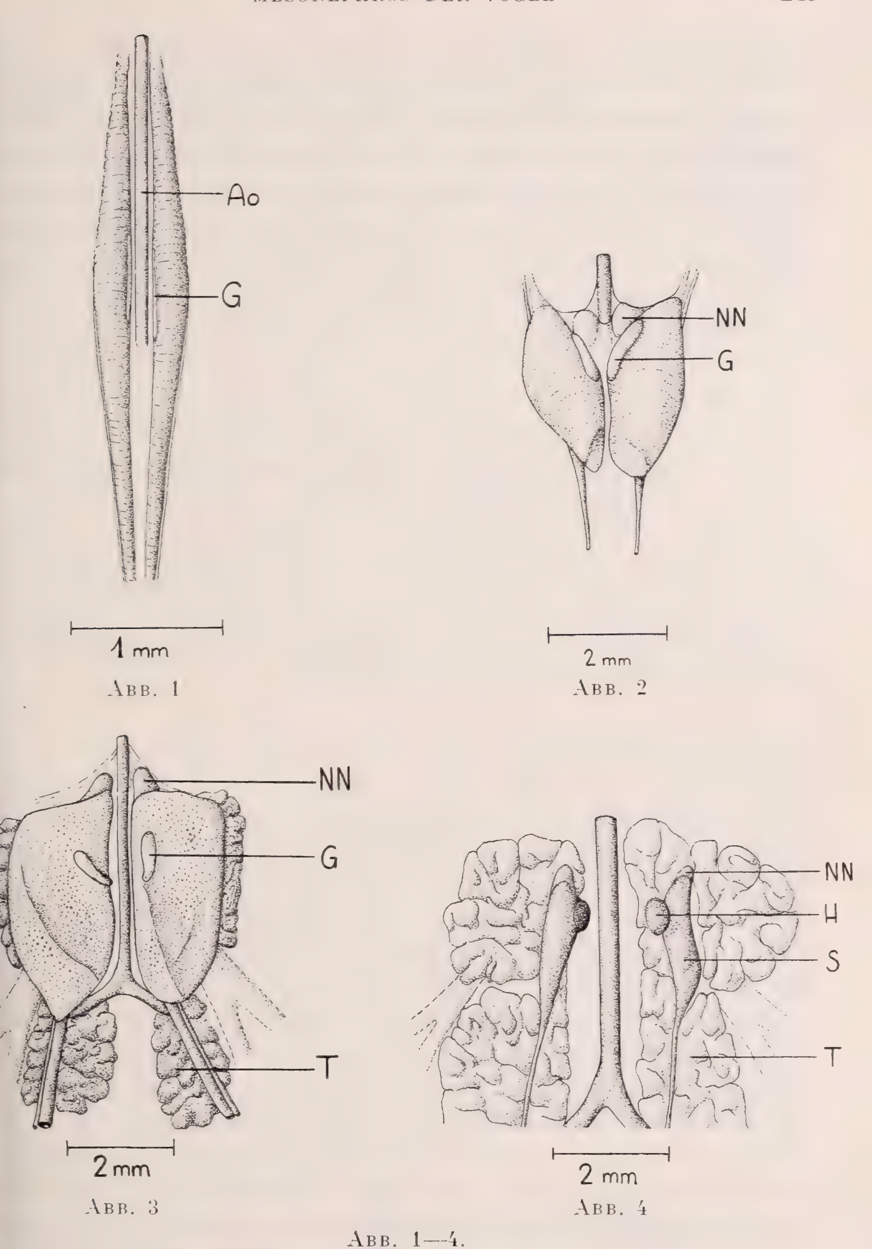


Abb. 1—4.

Ventralansicht der Urnieren.

Abb. 1. — *1. Viertel der Brutzeit:* Beidseitig der Aorta (Ao) liegen die länglich geformten Urnieren. In der Mitte ihrer Längenausdehnung erkennt man die etwas heller gefärbte Gonadenanlage (G).

Abb. 2. — *2. Viertel der Brutzeit:* Die beiden spindelförmigen Urnieren tragen an ihrer Innenseite die körperlich sich nun schon gut von ihrer Unterlage abhebenden Gonaden (G); cranial von ihnen erkennt man die beiden Nebennieren (NN).

Abb. 3. — *3. Viertel der Brutzeit:* Lateral und caudal der nun eckig geformten Urniere tritt der Metanephros (T) hervor, dessen Loben deutlich erkennbar sind. — G = Gonade, NN = Nebenniere.

Abb. 4. — *Letztes Viertel der Brutzeit:* Die Urnieren (S) weisen hier wieder eine spindelförmige Gestalt auf, der stark gewachsene Metanephros (T) lässt die in ihrer Grösse ungefähr gleich gebliebenen Urnieren klein erscheinen. — H = Hoden, NN = Nebenniere.

Die Tabelle zeigt das mit der Grösse des Embryos übereinstimmende Nierenausmass bei allen Arten; schon im 2. Viertel drückt sich die verschiedene Grösse der Embryonen im KE aus, jedoch ist, verglichen mit dem Gewicht der Adultform, eine Verschiebung zu konstatieren. Das Adultgewicht beträgt beim Huhn je nach Rasse 1400-1800 g, für die Amsel gibt NIETHAMMER (1937-1942) einen Mittelwert von 95 g an, ARN (1945) für den Alpensegler 90 g. Am Anfang der Entwicklung geht die Embryogrösse nicht parallel der Adultgrösse, die viel kleinere Amsel weist hier fast einen gleich grossen Embryo auf wie das Huhn und auch die Differenz zum Alpensegler ist grösser als beim erwachsenen Tier. Dieses Vorauseilen der Amsel steht im Zusammenhang mit ihrer kürzeren Brutzeit, d. h. schnelleren Entwicklung gegenüber Huhn und Alpensegler. — Im Gegensatz zum 1. Viertel, in welchem die Urnierenlänge 8/10—9/10 derjenigen von KE beträgt, erreicht sie hier bei der Amsel und dem Alpensegler nur noch die Hälfte, beim Huhn ist sie noch etwas grösser. Die Urniere ist bei allen Arten doppelt so lang als breit, während die Gonaden, die sich der Urnierengrösse anpassen, rund 1/4 so breit wie lang sind.

Drittes Viertel der Brutzeit.

Die Weiterentwicklung bis zum Höhepunkt, der ungefähr in der Mitte des 3. Viertels liegt, besteht in einer weiteren Volumenzunahme des Mesonephros, die sich aber mehr in dorso-ventraler Richtung hin auswirkt. Aus der bisherigen Spindelform wird eine eckige Urniere. Bei den verschiedenen Individuen und Arten treten oft die verschiedensten Formen zutage. Auch die Oberflächenstruktur ist nicht immer einheitlich. Die schwachen Querrinnen, die auch im 2. Viertel noch sichtbar waren, sind nun gänzlich verschwunden, dafür tritt oft eine wabenförmige Oberflächenstruktur auf, deren Ursprung nicht abgeklärt werden konnte. Was die Färbung anbelangt, so ist eine leichte Eindunklung zu konstatieren, die sich deutlich abheben kann gegen ihre helle Umgebung, wenn es sich um einen Embryo handelt, dessen Alter an der Grenze zwischen dem 3. und 4. Viertel liegt, was dann auf beginnende Abbauvorgänge schliessen lässt.

Die beiden Gonaden sind in ihrer Form und Lage nicht mehr so einheitlich wie früher. Obwohl immer noch die mediale Kante

der Urniere als Lage bevorzugt ist, so trifft man doch häufig Gonaden an, die quer über das ganze Organ ziehen.

Das 3. Viertel wird weiter charakterisiert duch das makroskopisch sichtbare Auftreten des Metanephros. In der Mitte des Viertels tritt er caudal vom Mesonephros, längs des starken Ureters in seiner typischen Oberflächenstruktur (deutliches Hervortreten von Loben und einzelnen Kanälchen) zutage, ebenso ist er sichtbar auf der äussersten Seite der Urniere.

Die Grösse des Mesonephros und der Gonaden veranschaulicht folgende Tabelle:

Art	Mesonephros-Länge	Mesonephros-Breite in Gonaden-Höhe	Gonaden-Länge Mittelwert von links u. rechts	Gonaden-Breite Mittelwert von links u. rechts	KE
Huhn (14. Tg.)	6.5 mm	2.8 mm	2.1 mm	0.8 mm	15.0 mm
Alpensegler (13. Tag)	2.5 mm	1.4 mm	1.6 mm	0.4 mm	9.0 mm
Amsel (9. Tg.)	2.9 mm	1.6 mm	1.5 mm	0.5 mm	10.5 mm

Die Rumpflänge KE der Amsel eilt, verglichen mit der Adultgrösse, immer noch den beiden anderen Arten voraus, jedoch sind die Unterschiede schon kleiner geworden. Das „Nachhinken" des Huhnes drückt sich auch in der Urnierenlänge etwas aus, die erst hier die Hälfte von KE ausmacht, was für Amsel und Alpensegler schon im 2. Viertel der Fall war. Letztere zeigen nun eine 4 mal kürzere Urnierenlänge verglichen mit KE, was im starken Wachstum des Rumpfes seinen Grund hat. Die Breite ist wiederum nur halb so gross wie die Länge. Gonadenlänge und -Breite zeigen eine schwache Zunahme. — Bei Huhn und Alpensegler ist die Urniere noch ein wenig in die Länge und Breite gewachsen, während die Amsel schon eine Verkürzung aufweist.

Viertes Viertel der Brutzeit.

Der Uebergang zum 4. Viertel und dieses selbst ist charakterisiert durch die schnelle Weiterentwicklung und Differenzierung des Metanephros einerseits und dem beginnenden Umbau des Mesonephros zu den Gonadenanhängen anderseits; das Grössenverhältnis der beiden Nieren verschiebt sich also zu Gunsten der

definitiven. Die Urniere behält ihre Lage im Körper bei, ändert aber ihre Form ab; sie wird wieder spindelförmig-elliptisch und verjüngt sich caudal stark bis sie in den Urnierengang übergeht, der über den Metanephros hinweg längs des Ureters zur Kloake zieht. Die Urnieren weisen nun ungefähr dieselbe Grösse auf wie die Nebennieren, die an ihrem cranialen Ende anzutreffen sind. Die beiden Hoden und das linke Ovar (das rechte wird im Verlaufe des letzten Viertels zurückgebildet) behalten ihre ursprüngliche Lage bei, sind aber bedeutend gewachsen und schicken sich an, den oberen Teil der Urniere ganz zu überdecken.

Im letzten Viertel wurden folgende Werte ermittelt:

Art	Mesonephros-Länge	Mesonephros-Breite in Gonaden-Höhe	Gonaden-Länge Mittelwert von links u. rechts	Gonaden-Breite Mittelwert von links u. rechts	Metanephros-Länge	Metanephros-Breite	KE
Huhn (19. Tg.)	4.0 mm	1.9 mm	2.5 mm	1.0 mm	21.0 mm	6.4 mm	40.0 mm
Alpensegler (18. Tag)	2.2 mm	1.2 mm	1.9 mm	0.5 mm	6.3 mm	3.6 mm	18.5 mm
Amsel (12. Tag)	2.9 mm	1.2 mm	2.0 mm	0.9 mm	7.5 mm	2.5 mm	17.8 mm

Die Tabelle zeigt das starke Grössenwachstum der Embryonen, das sich in der Rumpflänge KE ausdrückt, die besonders beim Huhn zugenommen hat, sodass nun die relative Uebereinstimmung zur Adultgrösse schon deutlicher ist als im 3. Viertel. Der Alpensegler und die Amsel zeigen ungefähr dieselbe Embryonengrösse. — Die Urnieren haben sich verkleinert, das Verhältnis zu KE beträgt nun nur noch 1: 10, aber wiederum ist es die starke Zunahme der Rumpflänge, die dieses Grössenverhältnis hervorbringt; denn das Kleinerwerden des Mesonephros ist nur ein geringes, bei der Amsel ist die Länge sogar die gleiche geblieben. — Die beiden Hoden und das linke Ovar sind gleichmässig weitergewachsen, sie sind aber bei der Amsel, auch schon im 2. und 3. Viertel, stets etwas grösser als beim Alpensegler, was wohl durch die kürzere Embryonal- und Juvenilzeit ersterer zu erklären ist. — Die Metanephros-Masse zeigen bei der Amsel und beim Alpensegler schon hier, wie später auch beim erwachsenen Tier, die kürzeren, dafür breiteren Nachnieren des Alpenseglers gegenüber den mehr länglich-schmalen der Amsel.

3. Der postembryonale Mesonephros

Kummerlöwe (1930) beschrieb die äussere Form der uns hier interessierenden Organe im weiblichen Geschlecht sehr ausführlich, sodass es sich erübrigt, näher darauf einzugehen, besonders da bei den Männchen dieselben Verhältnisse anzutreffen sind. Allgemein sei nur gesagt, dass sich die Umbildung zum Nebenhoden und Nebenovar in einer weiteren Grössenabnahme der früheren Urnieren äussert, dass die definitive Niere sich noch weiter vergrössert und ausdifferenziert und dass die Gonaden, je nach Geschlecht, sich weiter umbilden. Die beiden Hoden laufen in ihrer Entwicklung parallel, sie zeigen ungefähr dieselbe Grösse, während das rechte Ovar zurückgebildet wird und nur die linke Seite funktionstüchtig bleibt.

Beim nicht brünstigen Adulttier ist von den Gonadenanhängen makroskopisch nichts zu sehen, während bei einem brünstigen Männchen der Nebenhoden (wie auch der Hoden selbst) stark anschwillt und als ein länglich geformtes Gebilde sich darbietet.

Chappelier (1911) fand bei erwachsenen Fringilliden, sowohl im männlichen wie im weiblichen Geschlecht, deutliche Reste des Mesonephros, die sich makroskopisch in dem sogenannten „Delta" darboten, einem Dreieck, das von der Gonade caudalwärts zieht, um dann allmählich in den Urnierengang überzugehen; es wären dies also dieselben anatomischen Verhältnisse, wie sie bei den Jungvögeln noch deutlich ausgeprägt sind. Kummerlöwe bildet dieses Delta z. T. auch ab, jedoch nie in der Deutlichkeit und in dem Ausmasse wie dies Chappelier tut, oft ist es von den grossen Gonaden vollständig überdeckt.

Bei den von uns untersuchten erwachsenen Tieren konnte nur bei der Amsel eine schwache Andeutung des Deltas gesehen werden, bei allen andern Vertretern, z. T. auch schon bei Jungvögeln, waren die Urnierenreste nur zwischen dem Hoden, bezw. dem Ovar und der Niere eingeklemmt anzutreffen.

4. Zusammenfassung.

Die Urnierenform zeigt bei allen untersuchten Arten während der ganzen Brutzeit im Prinzip dieselben Verwandlungen.

Im 1. Viertel zeigt die Urniere eine längliche Gestalt, die sich

bis zur Mitte des 3. Viertels in eine gedrungenere Form abändert, wobei besonders in medio-lateraler und dorso-ventraler Richtung eine Grössenzunahme zu konstatieren ist. Das Organ erhält eckigere Formen, oft erscheint es als ein Rechteck, wobei die Ventralseite mehr flächenhaft gestaltet ist, während die Dorsalseite sich der Krümmung der Rückenwand anpasst und so mehr rundliche Formen aufweist. Im letzten Viertel der Brutzeit kehrt die Urniere wieder zu einer spindelförmigen Struktur zurück; sie verjüngt sich caudal stark und geht so allmählich in den Urnierengang über. Dasselbe Bild ist auch in der pe-Zeit zu sehen, nur dass die Urnierenreste von den grösser werdenden Gonaden immer mehr überdeckt werden. Beim Adulttier sind sie makroskopisch nur beim Brunsttier deutlich zu sehen, sie sind eingeklemmt zwischen Gonade und Nachniere.

Schon im 1. Viertel sind die Gonaden, allerdings noch schwach, ausgebildet. Sie liegen auf der medialen Seite der beiden Urnieren und zeigen eine längliche Form, die sie bis ins 3. Viertel beibehalten.

Der Metanephros zeigt sich makroskopisch zum ersten Mal im 3. Viertel der Brutzeit. Er tritt zuerst caudal, längs des starken Ureters, und auch seitlich der beiden Urnieren auf und zeigt ein schnelles Wachstum.

Während die Form der Ur- und Nachniere wie auch der Gonaden bei allen Arten dieselbe ist, so zeigen sich in ihrer Grösse Artunterschiede.

Um die relative Grösse der Nieren zu erfassen, wurde eine Rumpfmessung (KE) vorgenommen, die zugleich als ein Ausdruck der Embryogrösse aufgefasst werden darf. Am Anfang der Entwicklung zeigt KE bei allen Arten dieselbe Grösse wie auch die Urnieren selbst, die relativ sehr gross sind und ungefähr 9/10 der ganzen Körperhöhle in Anspruch nehmen in ihrer Längenausdehnung. Doch schon im 2. Viertel zeigen sich Verschiedenheiten: jeweils verglichen mit der Adultgrösse weist das Huhn einen viel kleineren Embryo auf als z. B. die Amsel; letztere zeigt auch verglichen mit dem Alpensegler ein relativ grösseres KE. Die Amsel eilt also sowohl dem Huhn wie auch dem Alpensegler in der Embryonengrösse voraus. Das gleiche Phänomen ist auch noch im 3. Viertel zu konstatieren, nur dass die relativen Unterschiede hier schon geringer sind: Amsel und Alpensegler weichen nur noch wenig in ihrer Rumpflänge voneinander ab, der Huhnembryo is

stark gewachsen und erreicht dann im 4. Viertel ein bedeutend grösseres KE als die beiden kleineren Arten.

Das „Nachhinken" des Huhnes drückt sich auch ein wenig in der Urnierenlänge aus, die erst im 3. Viertel die Hälfte von KE ausmacht, was für die Amsel und den Alpensegler schon im 2. Viertel der Fall war. Letztere zeigen hier eine schon 4 mal kürzere Urnierenlänge verglichen mit KE. — Das Grössenverhältnis verschiebt sich im 4. Viertel immer stärker zu Gunsten der Rumpflänge, die ungefähr das 8—10fache der Urnierenlänge ausmacht.

Das Vorauseilen der Amsel zeigt sich nicht nur in ihrer Rumpflänge, sondern auch in den Gonaden, die während der ganzen Brutzeit (ausgenommen im 1. Viertel) stets grössere Dimensionen aufweisen als diejenigen des Huhnes und des Alpenseglers.

Im Gegensatz zur histologischen Ausbildung, die sich bei allen Arten gleichmässig ihrer Brutdauer anpasst und keine relativen Abweichungen erkennen lässt, zeigt die makroskopisch erfassbare Grösse der Niere, besonders aber die Rumpflänge und die Gonaden eine ungleichmässige Zunahme innerhalb der verschiedenen Brutzeiten. Besonders deutlich ist das relative Vorauseilen des KE und der Gonadengrösse bei der Amsel. Wenn wir den Alpensegler als mittleren relativen Entwicklungsablauf nehmen, so konstatieren wir, dass KE und Gonadengrösse bei der Amsel vorauseilen, beim Huhn aber nachhinken.

II. HISTOLOGISCHER TEIL

1. Der Mesonephros auf seiner Funktionshöhe.

a) *Literaturübersicht.*

Die Arbeiten, die sich mit der feineren Histologie der Sauropsidenurniere befassen, sind nicht zahlreich, im Gegensatz zu denen, die den menschlichen Wolff'schen Körper oder denjenigen der Anamnier zum Untersuchungsobjekt haben. Genau und ziemlich erschöpfend untersucht ist seine Entwicklung; die Ergebnisse dieser Arbeiten sind von v. Mihalkovics (1885) und später von Felix (1906) zusammengefasst und kritisiert worden. Diese Untersuchungen brechen aber gewöhnlich dort ab, wo die ersten Urnieren-

kanälchen ausgebildet sind oder betrachten die darauffolgende Ausdifferenzierung und spätere Rückbildung höchstens noch grobhistologisch.

Der erste, der die Urniere der Vögel feinhistologisch wie auch messend untersuchte, war v. MIHALKOVICS (1885). Doch unterscheidet er, wie auch alle anderen späteren Autoren, im Nephron nur 3 Abschnitte: Glomerulus, Tubulus secretorius und Tubulus collectivus. LILLIE (1927), der dieselbe Nephroneinteilung übernimmt, erwähnt nur kurz, dass die Sammelkanäle (= Tubuli collectivi) im Gegensatz zu den gewundenen erkenntlich seien am schmäleren Epithel und engeren Lumen. FIRKET (1914, 1920), der die Abbau- und Umbauvorgänge der Vogelurniere genau untersuchte, gibt überhaupt keine Kanälcheneinteilung an; wahrscheinlich übernimmt er stillschweigend die Einteilung von WINIWARTER und SAINMONT (1909), die sich wieder auf NICOLAS (1891) stützen, der 3 Teile unterscheidet: segment glomérulaire, segment postglomérulaire und segment terminale, wobei der erste dem MALPIGHI'schen Körperchen, der zweite dem Tubulus secretorius und der dritte dem Tubulus collectivus entspricht. ERNST (1926) unterscheidet nur Tubulus secretorius und Tubulus collectivus. Auch im Handbuch von BOLK, GÖPPERT, etc. (1938) bringt VAN DER BROEK keine detailliertere Einteilung. — Einen ganz anderen Weg beschreitet KUMMERLÖWE (1930), der das Urnierennephron nach den von CHAPPELIER (1911) für die Nebenhodenkanälchen beschriebenen Abschnitten einteilen will. Dass dies vollkommen unmöglich ist, gibt KUMMERLÖWE selbst zu, da die Urnierenkanälchen während der Umbildung zum Nebenhoden sich stark verändern. Die embryonale Urniere und der fertig ausgebildete Nebenhoden zeigen keine histologische Uebereinstimmung mehr. Die einzigen, die das Urnierenkanälchen weiter unterteilt haben sind LEWIS (1920), SHIKINAMI (1927) und KOZLIK u. ERBEN (1935) und zwar an der Urniere des Menschen, wo das Nephron noch einfacher gestaltet ist als bei den Vögeln. SHIKINAMI unterscheidet Glomerulus, Glomerulushals, Tubulus secretorius, Tubulus intermedius und Tubulus collectivus. KOZLIK und ERBEN übernehmen im grossen und ganzen die Einteilung LEWIS', der einen Abschnitt C, U und Z unterscheidet. Sie versuchen diese Abschnitte weiter zu unterteilen, sodass wir schliesslich ein 5-teiliges Nephron vor uns haben.

b) *Eigene Beobachtungen.*

Durch Messungen und weitere Beobachtungen, auf die im 2. Kapitel näher eingegangen wird, konnte die Funktionshöhe der Urniere des Huhnes auf die Zeit zwischen den 10. und 15. Bruttag, die des Alpenseglers zwischen den 9. und 13. und die der Amsel zwischen den 7. und 11. Tag festgesetzt werden; sie fällt also bei allen in das 3. Viertel der Brutzeit (falls nichts anderes erwähnt

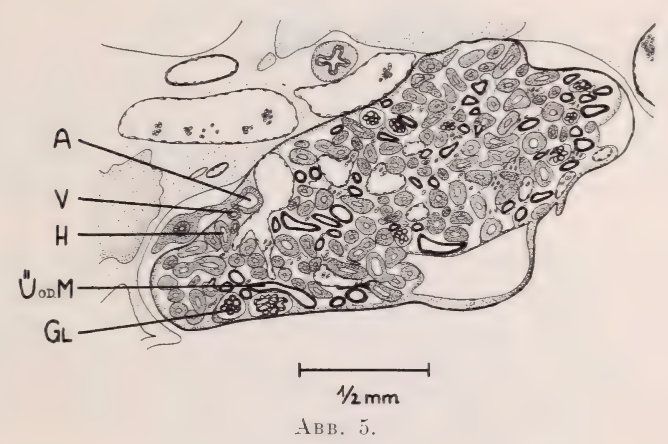


ABB. 5.

Urnierenquerschnitt, Mitte des 3. Viertels.

Halbschematisch. — Glomerulus: schwarz, Hauptstück: grau, Ueberleitungs- und Mittelstück: schwarz, Verbindungs stück und Ausfuhrgang: schraffiert. — GL = Glomerulus, H = Hauptstück, Ü = Ueberleitungsstück, M = Mittelstück, V = Verbindungsstück, A = Ausfuhrgang.

wird, verhalten sich die übrigen untersuchten Arten stets gleich wie der Vertreter ihrer Brutzeitdauer).

Ein prae- und postsexueller Abschnitt lässt sich in der Vogelniere nicht unterscheiden, das ganze Organ zeigt in seiner craniocaudalen Ausdehnung dieselbe Struktur. — Ein Querschnitt, bei schwacher Vergrösserung betrachtet, zeigt, dass die Glomeruli zerstreut im ganzen Mesonephros liegen. Im ersten und zweiten Viertel liegen sie noch auf der Innenseite in Gonadennähe. Neben dem MÜLLER'schen Gang, am äussersten Rand gelegen, erkennt man den Urnierengang (WOLFF'schen Gang), der sich bei oberflächlicher Betrachtung nur wenig von den umliegenden Kanälchen abhebt (Abb. 5). Die Niere weist einen kompakten Bau auf, die einzelnen Kanälchen liegen eng aneinander und lassen nur wenig Raum frei für die Verzweigungen der Blutgefässe. Das mesonephro-

gene Gewebe, das in jüngeren Stadien noch zwischen den Kanälchen anzutreffen ist, ist gänzlich aufgebraucht, d. h., dass alle Nephrone vorhanden sind und keine neuen mehr gebildet werden können. Der Mesonephros ist durch eine schwache bindegewebige Hülle von seiner Umgebung abgegrenzt, dorsal gegen den schon gut entwickelten Metanephros, ventral gegen die Leibeshöhle.

α) *Das Malpighi'sche Körperchen.*

Auffallend ist die enorme Grösse der Glomeruli; man kann, verglichen mit demjenigen des Metanephros, von einem Riesenglomerulus sprechen. Die Form ist rundlich, hie und da treten auch elliptische auf. Der mittlere Durchmesser beträgt beim Huhn 122 μ, beim Alpensegler 104 μ und bei der Amsel 108 μ. Die grössten Glomeruli findet man beim Huhn, die kleinsten beim Haussperling (72 μ).

Auch bei sehr guter Fixierung lässt sich immer ein Zwischenraum zwischen dem Glomerulus und der BOWMAN'schen Kapsel nachweisen. Letztere ist in diesem Brutzeitstadium mittelstark bindegewebig. Ihre Basalmembran ist nicht immer sichtbar, jedoch kann ihr Umschlag beim Gefässpol auf den Glomerulus bei einigen Individuen wieder deutlich gesehen werden.

Der Uebergang von der Kapsel ins Hauptstück ist immer ein unmittelbarer (wie im Metanephros fehlt auch hier der Halsabschnitt). Im Gegensatz zum Metanephros aber, wo wir 2 Gefässpole haben, die durch die Trennung der Eintritts- und Austrittsöffnung des Vas afferens, bezw. efferens zustande kommen, zeigt der Urnierenglomerulus nur 1 Gefässpol, der dem Harnpol gegenüber liegt. Es sind also die gleichen Verhältnisse anzutreffen wie in der Reptilien-oder Säugerniere.

Im Prinzip ist der Urnierenglomerulus gleich gebaut wie der der definitiven Niere (Abb. 6 und 7). Um eine zentrale kompakte Bindegewebsmasse legt sich das Kapillargefäss in Schlingen; die Lappung ist gering. Die Bindegewebsmasse ist relativ kleiner als im Metanephros-Glomerulus, die Kapillaren grösser. Am grössten sind sie bei Amsel, Star und Mönchsgrasmücke, kleine Kapillaren besitzt das Huhn, der Alpen- und Mauersegler; die der übrigen Arten können als mittelgross bezeichnet werden. Immer entgegengesetzt verhält sich die Grösse der Bindegewebsmasse, die bei der Amsel klein, beim Alpensegler aber gross und kompakt ist. Ihre

Kerne sind dicht gedrängt, klein und weisen verschiedene Formen auf. Sie enthalten viel Chromatinsubstanz. Die Bindegewebsmasse besteht aus Fibrocyten, die im frühen Stadium der Vascularisation

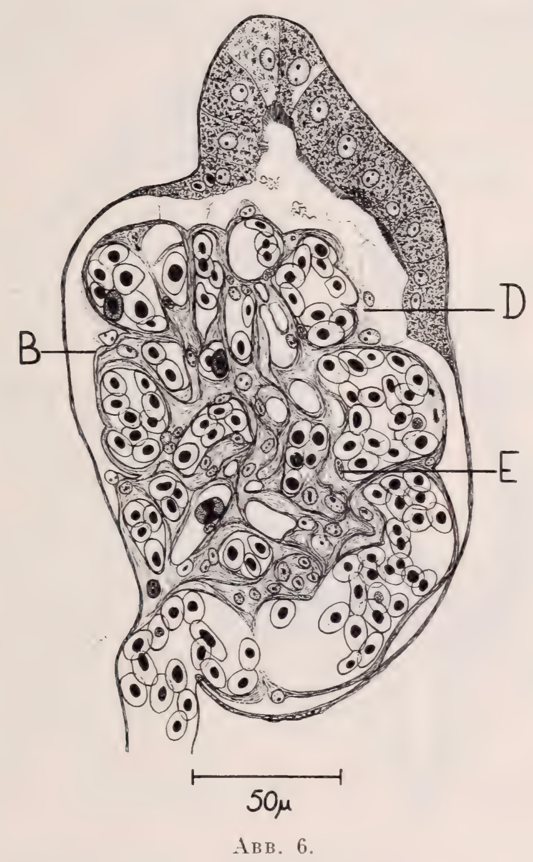


ABB. 6.
Malpighi'sches Körperchen der Amsel.
(Haematoxylin-HEIDENHAIN-Eosin)

einwandern (VILTER 1935). An Hand von Untersuchungen an Reptilien glaubt BARGMANN (1937), dass die Bindegewebsmasse der Vögel früher als Regulationsapparat diente, wie es noch heute bei den Fischen der Fall ist, wo die Kapillaren starke muskuläre Elemente enthalten (BARGMANN 1937). Obwohl die Vogelurniere in ihrem Aufbau Anklänge an die Nieren niederer Tiergruppen (Amphibien, Reptilien) zeigt, konnten im Glomerulus nirgends

muskuläre Elemente festgestellt werden, wie sie BARGMANN noch beim Chamaeleon fand.

Der Feinbau der Kapillaren entspricht dem der definitiven Niere. Die stets deutliche Basalmembran erscheint optisch homogen. Eine Unterteilung in eine dicke und dünne Membran, wie sie

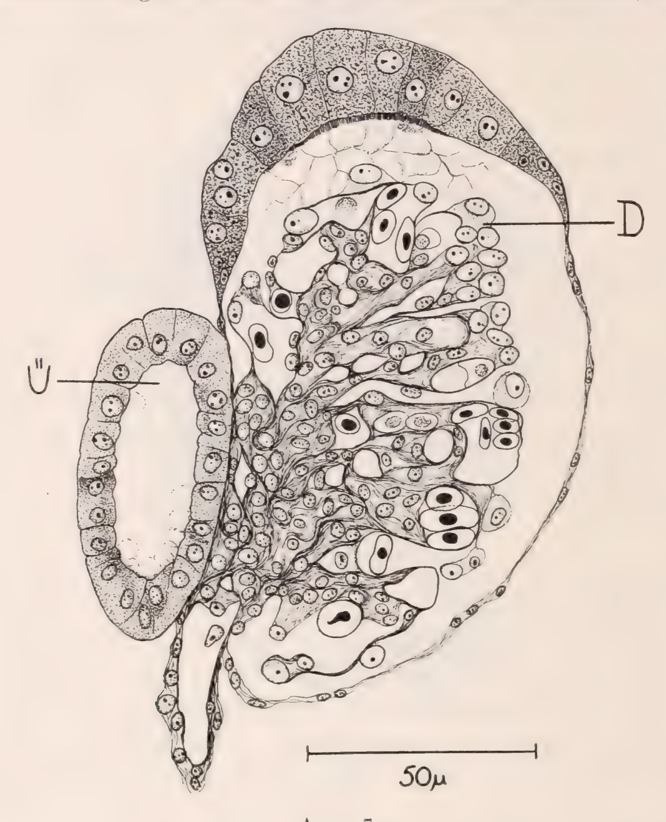


ABB. 7.
Malpighi'sches Körperchen des Huhnes.
(Haematoxylin-HEIDENHAIN-Säureorange G.).

BARGMANN (1936) beim Fischglomerulus und ZIMMERMANN (1929) beim menschlichen Glomerulus sahen, konnte nicht beobachtet werden. — Gegen das Kapillarlumen hin sitzt ihr das Endothel auf (Abb. 6, 8), dessen chromatinreiche Kerne eine längliche Form besitzen. Sie liegen in einer sehr hellen, nur schwach granulierten Plasmamasse, die oft sehr undeutlich ist. Die Kerne liegen weit auseinander und lange Strecken erscheinen oft ohne Endothelaus-

kleidung. Irgend eine Struktur im Cytoplasma konnte nicht beobachtet werden, auch wurden keine Zellgrenzen gesehen. Ein freies Endothel ohne Basalmembran (Li Koue Tchang 1923) wurde nie beobachtet.

Alle Beobachtungen scheinen darauf hinzudeuten, dass zwischen dem Urnierenglomerulus-Endothel und dem der Nachnierenglomeruli der Vögel und Säuger kein wesentlicher Unterschied besteht.

Ein viel umstrittenes Objekt sind die Glomerulus-Deckzellen (Pericyten), die beim Vogelurnieren-Glomerulus infolge seiner Grösse und seines lockeren Baues klar und deutlich hervortreten. Es handelt sich um einen protoplasmatischen, Kerne enthaltenden Ueberzug über sämtliche Kapillaren (ev. auch über das interglomeruläre Gewebe (Bensley 1930)). Er hängt mit dem Kapselepithel zusammen und schlägt am Gefässpol mit der Basalmembran zusammen auf den Glomerulus um.

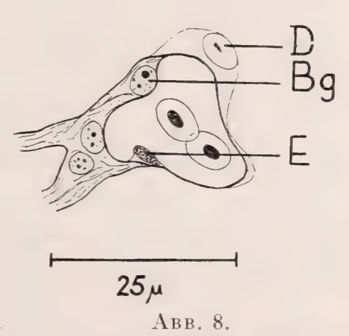


Abb. 8.

Querschnitt einer kleinen Kapillare. (Azan.)

Der Basalmembran sitzt gegen aussen die Deckzellenschicht (D) auf, gegen innen das Endothel (E = Endothelkern). Bg = Bindegewebskern.

Die meisten Deckzellenuntersuchungen wurden am menschlichen Glomerulus gemacht. Die Ergebnisse der einzelnen Autoren sind aber sehr verschieden. Folgende Fragen stehen immer im Mittelpunkt der Diskussionen: handelt es sich um ein syncytiales Gebilde oder nicht, ist die Deckzellenschicht zusammenhängend, welche Form haben die Zellen und sind plasmatische Strukturen nachweisbar ?

Untersuchungen über die Deckzellen bei Tieren sind gering vertreten, besonders was embryonales Material anbetrifft, wo uns nur 2 grössere Arbeiten und eine kleine Notiz im Handbuch Möllendorff's (1930) bekannt sind.

Bargmann (1933) untersuchte fetale Urnieren der Eidechse, Tandrek, Katze, Schwein und Mausmaki und stellt fest, dass sich hier, genau wie bei den funktionstüchtigen Glomeruli der bleibenden Nierenorgane, typische Deckzellen nachweisen lassen.

Derselbe (1937) wies auch an der definitiven Niere der Fische Deckzellen nach und sah hier auch Diplosomen im Deckzellenplasma

mit einer nach dem Kapselraum gerichteten Geissel. Deckzellendiplosomen wurden auch am Reptilienglomerulus (BARGMANN 1937) und am menschlichen Glomerulus (ZIMMERMANN 1929) beobachtet.

Bei sämtlichen untersuchten Vogel arten waren die Deckzellen deutlich zu erkennen (Abb. 8). Besonders auffallend ist der grosse runde Kern, der stets, infolge seiner Chromatinarmut, hell erscheint gegenüber den dunklen Bindegewebs- und Endothelkernen. Er liegt nahe der Basalmembran und wölbt sich samt einer Plasmamasse ins Kapsellumen vor. Im Kerninnern sind nebst den äusserst feinen Chromatingranula höchstens 2 kleine Nucleoli vorhanden. Besondere plasmatische Strukturen wurden nie beobachtet, das Protoplasma erscheint optisch oft homogen, oft ist es aber mit feinen Granula besetzt. Infolge der auffallenden Kernform und -Struktur sind die Deckzellen auch als solche zu erkennen, wenn die Basalmembran oder das Deckzellenplasma undeutlich oder gar unsichtbar sind. Sie sind rings um den ganzen Glomerulus angeordnet, folgen also streng den Kapillaren; auf dem interglomerulären Gewebe konnten sie nicht festgestellt werden. Zellgrenzen, Diplosomen und Geisseln wurden nie beobachtet.

Im grossen und ganzen darf gesagt werden, dass sich die Vogelurnierendeckzellen gleich verhalten wie diejenigen der definitiven Nieren der Säuger und Reptilien.

Die Erythrocyten (Abb. 6-8), die in früheren Stadien häufig die Zwischenräume zwischen den Kanälchen auffüllen, sind im 3. Viertel der Brutzeit mehr auf den Glomerulus konzentriert.

* * *

Durch histologisch gut unterscheidbare Strukturen konnte das Urnierenkanälchen in 4 Abschnitte unterteilt werden. Eine gewisse Schwierigkeit bereitete die Benennung derselben, da sie in ihrer Anordnung Aehnlichkeiten mit dem Amphibien- und Reptiliennephron, in ihrer histologischen Ausbildung aber mehr mit dem des Vogelmetanephros aufweisen. — Den schematischen Verlauf eines Kanälchens zeigt Abb. 9, die an Hand graphischer Rekonstruktionen und rein visueller Verfolgung des Kanälchens in Serienschnitten konstruiert wurde. Die visuelle Verfolgung eines einzelnen Kanälchens bereitet bei jungen Stadien bei einiger

Uebung keine Schwierigkeiten, da durch den lockeren Bau des Mesonephros die einzelnen Nephrone gut voneinander getrennt werden können. Es ist aber notwendig, ein Stadium auszuwählen. bei dem einerseits die Differenzierung in die einzelnen Abschnitte schon vorhanden ist, anderseits aber die Niere noch nicht zu

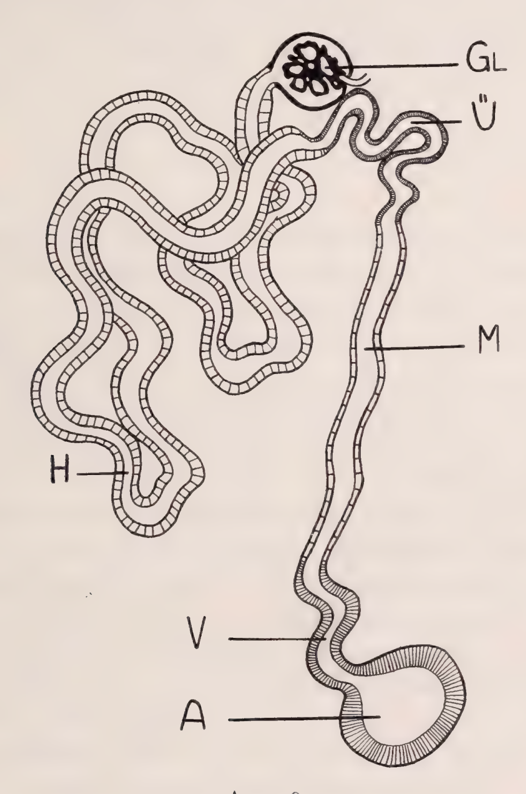


ABB. 9.

Schematischer Verlauf des Urnierenkanälchens.

GL = Glomerulus, H = Hauptstück, Ü = Ueberleitungsstück, M = Mittelstück, V = Verbindungsstück, A = Ausfuhrgang.

kompakt gebaut ist. Dieses Stadium kommt beim Huhn ungefähr auf den 8. e-Tag zu liegen.

LI KOUE TCHANG (1923) unterscheidet im Nachnierenkanälchen der Vögel 4 Abschnitte:

1. Hauptstück (segment à cuticule), das sich direkt an das MALPIGHI'sche Körperchen anschliesst.

2. Ueberleitungsstück (segment grêle), das Aehnlichkeiten mit dem dünnen Schleifenteil des Säugernephrons zeigt, indem es auch hier den absteigenden Teil einer Schleife bildet. Es kann fehlen, dann folgt auf das Hauptsück das

3. Mittelstück (segment à bâtonnets), das den aufsteigenden Teil der Schleife darstellt und an der BOWAN'schen Kapsel einen Haftpunkt aufweist. Das kurze

4. Verbindungsstück (segment excréteur) nimmt die Verbindung mit dem Ureter auf.

Histologisch zeigt das Urnierennephron mehr Aehnlichkeit mit der Vogelnachniere, in seinem Verlauf aber scheint es sich mehr an die Reptilien-, und Amphibienniere zu halten, wo das Ueberleitungsstück und das Mittelstück keine Schleife bildet. Auch ist es hier, wie in der Vogelurniere, das Ueberleitungsstück, das mit dem MALPIGHI'schen Körperchen zusammen haftet und nicht das Mittelstück wie in der Vogelnachniere, was wir als einen wichtigen Unterschied bewerten.

Auch im Mesonephros folgt auf das MALPIGHI'sche Körperchen direkt das Hauptstück, das ziemlich lang und im 3. Viertel der Brutzeit stark gewunden ist. In der Nähe des Körperchens wechselt das Epithel plötzlich und ein viel kürzerer Abschnitt, das Ueberleitungsstück, schliesst sich an, das stets vorhanden ist und an der Kapsel einen Haftpunkt aufweist. Das darauffolgende Mittelstück ist wieder länger und verläuft ziemlich gerade in der Richtung auf den Ausfuhrgang, um kurz vor der Einmündung in denselben noch in das Verbindungsstück überzugehen. Dieses ist kurz und nur wenig gewunden, in der histologischen Ausbildung gleicht es dem Urnierengang. Es tritt sehr spät auf, bei jungen Stadien mündet das Mittelstück direkt in den Ausfuhrgang. Beim Huhn ist es erst ungefähr vom 14. e-Tag an deutlich ausgeprägt, bei der Amsel vom 11. und beim Alpensegler vom 17. e-Tag an. Das Verbindungsstück scheint nur eine Weiterdifferenzierung des Ausfuhrganges zu sein, die vielleicht im Zusammenhang mit der bevorstehenden Umbildung zum Nebenhodenkanälchen zu verstehen ist (s. 4. Kapitel).

β *Das Hauptstück.*

Es zeigt bei allen Tierklassen eine histologisch hoch spezialisierte Struktur, die abzuklären das Ziel vieler Untersuchungen war. Hier seien nur die wichtigsten Resultate LI KOUE TCHANG's erwähnt, der den Metanephros der Vögel genau untersuchte (1923), sowie die für uns wichtigen Ergebnisse der Arbeiten über diesen Kanälchenabschnitt bei Mensch und Tier. Sämtliche Literatur, die sich mit dem histologischen Nachweis der Funktion befasst, ist weggelassen.

LI KOUE TCHANG betont, dass der Durchmesser des Hauptstückes je nach Art und der angewendeten Fixierung verschiedene Dimensionen aufweist; so misst er beim Hahn 50 μ (BOUIN-Fix.), bei der Gans 46 μ (FORMOL-Fix.). Das Epithel hat beim Hahn eine Höhe von 15 μ, bei der Gans 12 μ. Der rundlich-elliptisch geformte Kern hat einen mittleren Durchmesser von 4 μ. Im Plasma unterscheidet LI KOUE TCHANG eine obere, lumenwärts gelegene und eine untere, basale, voluminösere Zone. Die Mitochondrien erscheinen im Vogelhauptstück als runde, unregelmässig angeordnete Körner, nicht stäbchenförmig wie bei den Säugern (HEIDENHAIN'sche Stäbchen). Die Höhe des Bürstensaumes gibt er mit 3 μ an. Er ist stets deutlich und seine Struktur entspricht dem der Säuger. Gewöhnlich erscheint er homogen-massig, gestreift nur bei schlechter Fixierung und gewissen physiologisch bedingten Zuständen. Am Uebergang vom Hauptstück in den 4. Abschnitt (also bei Fehlen des Ueberleitungsstückes) entdeckte LI KOUE TCHANG einmal eine Geissel, die Insertionsstelle war aber undeutlich. Die Hauptstückzellen sitzen einer starken Basalmembran auf. Das typischste Merkmal des Hauptstückes ist ohne Zweifel der Bürstensaum, dessen Struktur und Bedeutung noch nicht abgeklärt ist. Ob der Saum sich lückenlos über das gesamte Epithel ausbreitet oder ob er bei gewissen funktionellen Zuständen Lücken aufweist, ist noch nicht endgültig abgeklärt. Ebenso ist es unsicher, ob er durch feine Härchen aufgebaut wird oder ob er eine homogene Masse darstellt. Umstritten sind auch die Knötchen, die an der Grenze des Bürstensaumes gegen das Cytoplasma oft sichtbar sind, die früher als Basalkörperchen der „Cilien" bezeichnet wurden.

MÖLLENDORFF (1930) glaubt, dass der Saum bei normaler Fixierung kontinuierlich ist und dass es sich um einen Porensaum

handle. Im Gegensatz dazu beschreibt Kosugi (1927) Zustände, wo deutliche Saumdurchbrüche (mit Ausstossung des sog. Granuloids in das Lumen) zu beobachten sind. Bürstensaumdurchbrüche sah auch Terbrüggen (1933). Krüger (1937) betont, dass der lückenlos zusammenhängende Saum nur ein Bild des Ruhestadiums sei. Bargmann (1937) und Brodersen (1931) beschreiben die Struktur wieder als typisch härchenartig. Eine ganz neue Erklärung bring Sjöstrand (1945/46), der die mit Altmann fixierten menschlichen Nieren fluorescenz-mikroskopisch untersuchte. Als charakteristische Elemente des Hauptstückes betrachtet er die basalen Stäbchen (Heidenhain'sche Stäbchen), den Bürstenbesatz und die im ultravioletten Licht aufleuchtenden Granula. Den Bürstensaum bezeichnet er in einer gewissen Partie des Hauptstückes als Porensaum, in den übrigen Teilen rechnet er ihn aber zum homogenen apikalen Zellteil. Er wäre also dann nicht ein aus Härchen bestehender Ueberzug, sondern eine Zytoplasmazone mit einer gewissen Orientierung submikroskopischer Strukturelemente. Bürstensaumdurchbrüche kommen vor, sie werden durch eine kleinere Anzahl von Zellen hervorgebracht, die sich oft erheblich ins Lumen vorwölben. Sjöstrand beschreibt auch Zustände, die der sog. Blasensekretion ähnlich sind.

Eigene Beobachtungen. — Der mittlere Durchmesser des Urnierenhauptstückes beträgt beim Huhn 45 μ, beim Alpensegler 40 μ und bei der Amsel 40 μ. Es macht sich also auch hier, wie im Metanephros, ein Artunterschied bemerkbar, jedoch sind die Abweichungen, die durch die verschiedenen Fixierungsarten zustande kommen, gering. Das Mesonephros-Hauptstück verhält sich auch anders in Bezug auf den Glomerulusdurchmesser, der in der definitiven Niere ungefähr derselbe ist wie der des Hauptstückes. Hier erreicht der Glomerulusdurchmesser das Dreifache des Durchmessers des zugehörigen Hauptstückes, was wiederum das Riesenausmass des Urnierenglomerulus bestätigt. — Dagegen zeigt das Epithel keinen wesentlichen Grössenunterschied zur Nachniere, es weist beim Huhn eine Höhe von 18 μ auf, beim Alpensegler und bei der Amsel 14 μ.

Kern und Bürstensaum weisen keine Artunterschiede auf, ersterer zeigt einen mittleren Durchmesser von 5 μ, die Höhe des Saumes variiert zwischen 2 μ und 4 μ. Gegenüber dem Metanephros zeigt also nur der Kern einen Grössenunterschied.

Zusammenfassend geht aus obigen Messungen hervor, dass Art-
nterschiede nur in der Epithelhöhe und Lumengrösse vorhanden
ind, denn das histologische Bild ist bei Huhn, Alpensegler und
msel (wie auch bei den andern untersuchten Arten) dasselbe.
erglichen mit der Nachniere fällt das bedeutend grössere Lumen
ler Urnierenhauptstücke auf.

Das kubische Epithel sitzt einer geradlinigen, stets gut sicht-
aren Basalmembran auf (Abb. 10, auch 6, 7). Die gerade ver-

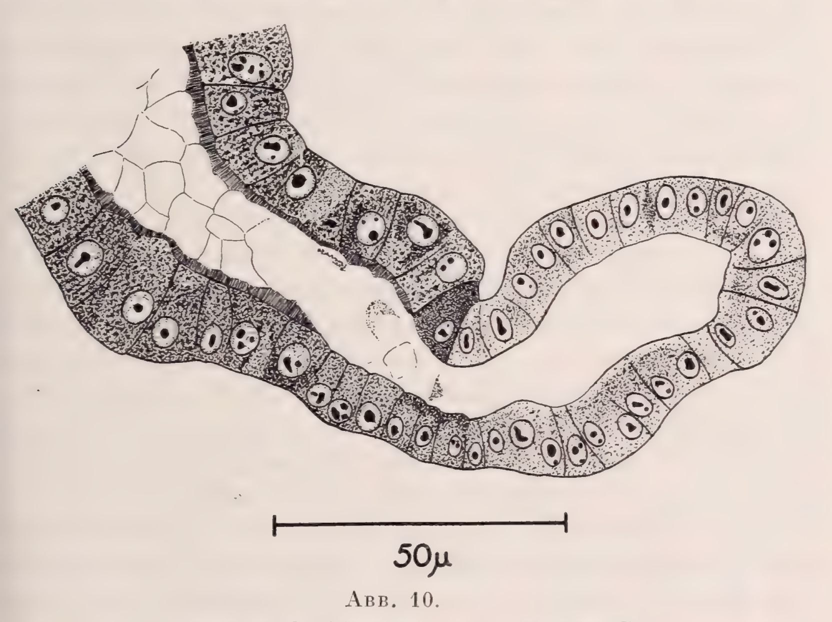


Abb. 10.
(Haematoxylin-Heidenhain-Säureorange G.).
bb. 10. — Uebergang des Hauptstückes (mit Bürstensaum und Wabenstruktur) in das heller granulierte Ueberleitungsstück.

aufenden Zellgrenzen sind bei guter Fixierung und Hämatoxylin-
Heidenhain-Färbung deutlich, weniger klar und oft überhaupt
nsichtbar sind sie bei der Mann'schen Färbung und bei Azan. Die
Lumenmembran verläuft gerade, schwach vorgewölbte Zellen sind
beim Alpensegler, der Flusseeschwalbe und dem Haussperling zu
sehen; oft bietet sie sich als eine Aneinanderreihung von Körnchen
dar, was der Serie der Basalkörperchen entsprechen würde; gut
abgegrenzte Körnchen wurden aber nie beobachtet.

Der Kern liegt im Zentrum, nur beim Huhn ist er oftet was nach
der basalen Seite gerückt. Er ist rund und enthält 1—3 Nucleoli.

Der für das Hauptstück typische Bürstensaum erscheint bei guter Fixierung massig und nur ganz undeutlich gestreift, auf keinen Fall härchenartig. Gegen das Lumen scheint er oft durch eine dünne membranartige Schicht abgegrenzt zu sein. Saumdurchbrüche kommen nur durch die Sekretionszellen zustande, die ihren Inhalt in Form einer Blase ins Lumen abgeben (Näheres s. 2. Kapitel).

Die Cytoplasmastruktur ist einfacher als bei den übrigen Tierklassen. Eine Einteilung in eine apikale und basale Zone ist bei Embryonen, die im 3. Viertel der Brutzeit stehen, nicht zu konstatieren. Gegen das Ende des 3. Viertels aber und besonders im letzten Viertel kann eine stark ausgeprägte supranucleäre Zone ausgeschieden werden; es ist dies aber schon ein Zeichen des beginnenden Abbaues.

Häufig ist die ganze Zelle einheitlich granuliert, die Granula zeigen die verschiedensten Formen, runde Körnchen, wie sie Li Koue Tchang für das Metanephros-Hauptstück erwähnt und abbildet sind nur bei Formol-Fixierung anzutreffen. Oft sind gewisse Zonen der Zelle dichter granuliert, bevorzugt ist der basale Teil. Immer ist die Granulierung gröber als diejenige der Zellen der folgenden Abschnitte. Hie und da zeigt sich eine allerdings undeutliche Streifung, was an die Heidenhain'schen Stäbchen erinnert (Abb. 10). Vakuolen wurden nie beobachtet.

Im Lumen ist stets eine Wabenstruktur anzutreffen. Sie beginnt schon am Harnpol und kann sogar schwach ausgebildet im Kapsellumen anzutreffen sein. Sie endet gewöhnlich beim Uebergang des Hauptstückes in das Ueberleitungsstück. Wesen und Ursprung dieses an vorspringenden Zacken des Saumes haftenden Netzes sind unklar. Zu einem Teil stammt es von den Blasen, die durch die Sekretzellen in das Lumen abgegeben werden, aber es ist auch dort immer anzutreffen, wo keine Blasensekretion zu beobachten ist. Bei schlechter Fixierung treten die Wabenränder stärker hervor.

γ Das Ueberleitungsstück.

Beim Metanephros der Vögel folgt auf das Hauptstück der Abschnitt III, segment grêle nach Li Koue Tchang, bei den Amphibien das Ueberleitungsstück. Li Koue Tchang vergleicht diesen Kanälchenteil mit dem dünnen Teil der Schleife der Säuger-

iere. Er betont aber, dass das Epithel eine grössere Höhe aufveise und nie endothelialen Charakter annehme. Der Kern, der ur wenig in das Lumen vorgebuchtet ist, liegt im Zentrum der Zelle. Der ganze Abschnitt kann fehlen.

Obwohl der Abschnitt III des Urnierennephrons (Abb. 10, 11) n seiner histologischen Struktur mehr Aehnlichkeiten mit dem egment grêle der Nachniere aufweist als mit dem Ueberleitungstück der Amphibien, so scheint es doch, wenigstens entwicklungseschichtlich, mit letzterem homolog zu sein. Der Hauptgrund lieser Gleichsetzung liegt darin, dass beide einen Haftpunkt am Gefässpol des MALPIGHI'schen Körperchens aufweisen (Abb. 7), vomit eine entwicklungsgeschichtliche Grenze bezeichnet wird: ler nach dem Kontaktpunkt folgende Abschnitt ist ein Differenzierungsprodukt des Ausfuhrganges, während der Glomeruluswärts sich anschliessende Teil sich aus dem nephrogenen Gewebe ntwickelt hat (KOZLIK 1940). Im Vogelmetanephros ist dieser Kontaktpunkt auch nachzuweisen, jedoch ist es hier das Mittelstück (segment à bâtonnets), das am Gefässpol haftet und nicht las segment grêle.

Auch in der Urniere beobachtet man einen plötzlichen Uebergang vom Hauptstück in das Ueberleitungsstück. Der Uebergang kann so brüsk erfolgen, dass die eine Zelle noch Hauptstückcharakter aufweist, die folgende aber deutlich zum Abschnitt III zu rechnen ist. An der Uebergangsgrenze (dies gilt auch für die Uebergänge in die folgenden Abschnitte) ist oft eine dicht granuierte Zelle anzutreffen.

Der Durchmesser des Kanälchens verringert sich auf 32 μ, die Epithelhöhe beträgt beim Huhn und der Amsel durchschnittlich 10 μ, beim Alpensegler ist sie etwas grösser: 15 μ im Mittel. LI KOUE TCHANG gibt für das segment grêle einen Gesamtdurchmesser von 23 μ an.

Der mitten bis basal gelegene Kern hat eine rundlich-elliptische Form und einen mittleren Durchmesser von 6 μ. Die Anzahl der Nucleoli beträgt 1—3.

Im Gegensatz zu der endothelialen Epithelform des homologen Abschnittes der Säuger und der mehr oder weniger kubischen der Amphibien und Vögel (Metanephros) zeigt hier das Epithel cylinrische Form. Die Zellen sitzen einer deutlichen und gerade verlaufenden Basalmembran auf und wölben sich lumenwärts vor.

Die Abgrenzung der einzelnen Zellen ist gewöhnlich sichtbar. Bemerkenswerte Einschlüsse sind im Plasma nicht zu beobachten, der ganze Zellleib erscheint fein granuliert. Die Zellkuppe ist beim Huhn und bei der Amsel schwächer granuliert im Gegensatz zu der des Alpenseglers, wo sie dunkler erscheint als die basale Zone. Beim Huhn ist das Ueberleitungsstück oft dichter granuliert als das Hauptstück, so dass es dunkler erscheint. — Das Lumen ist leer und hell; hie und da, besonders beim Huhn, beobachtet man

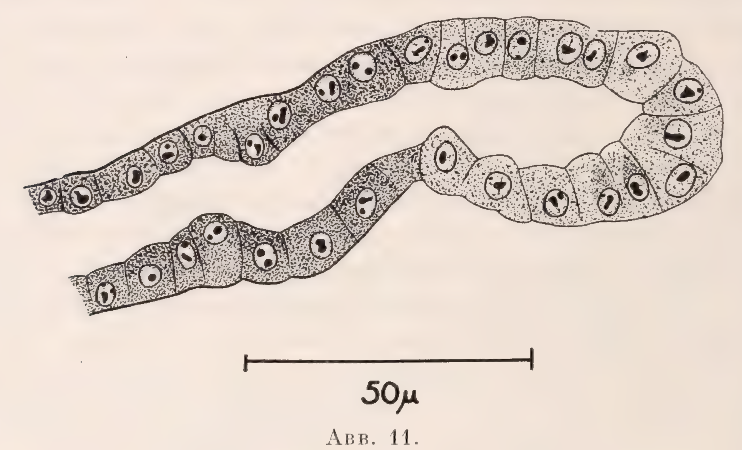


Abb. 11.
(Haematoxylin-Heidenhain-Säureorange G.).
Uebergang vom Ueberleitungsstück ins niedrigere und dichter granulierte Mittelstück.

am Rande einige Blasen, die wenig Granula enthalten; die darunterliegenden Zellen zeigen jedoch keine Veränderung (Abb. 7).

δ *Das Mittelstück.*

Dieser Abschnitt ist sowohl in der Vogelnachniere wie bei den Amphibien charakterisiert durch die im Innern der Zelle liegenden Stäbchen (Heidenhain'sche Stäbchen). Li Koue Tchang gibt folgende Einzelheiten für diesen Abschnitt in der Vogelnachniere (segment à bâtonnets) bekannt: der Durchmesser, der sich proximal-distal verkleinert, beträgt im Mittel 30 μ, die Höhe des Epithels misst 7 μ. Die Zellen, die einer starken Basalmembran aufsitzen, sind schwer voneinander abzugrenzen, die Zellgrenzen sind unsichtbar. Die runden bis elliptisch geformten Kerne liegen lumenwärts (bei den Amphibien liegen sie mehr zentral). Der Abschnitt

weist einen Kontaktpunkt beim MALPIGHI'schen Körperchen auf.

In der Urniere ist der Uebergang vom Ueberleitungsstück zum Mittelstück normalerweise gut erkennbar (Abb. 11 und 12), wenn er auch weniger deutlich ist als derjenige vom Hauptstück ins Ueberleitungsstück. Eine Verringerung des äusseren Durchmessers im Verlauf des Abschnittes ist nicht zu beobachten, der Mittelwert beträgt 28 μ bei allen Arten. Das kubische Epithel, das einer starken Basalmembran aufsitzt, weist eine Höhe von 8 μ auf.

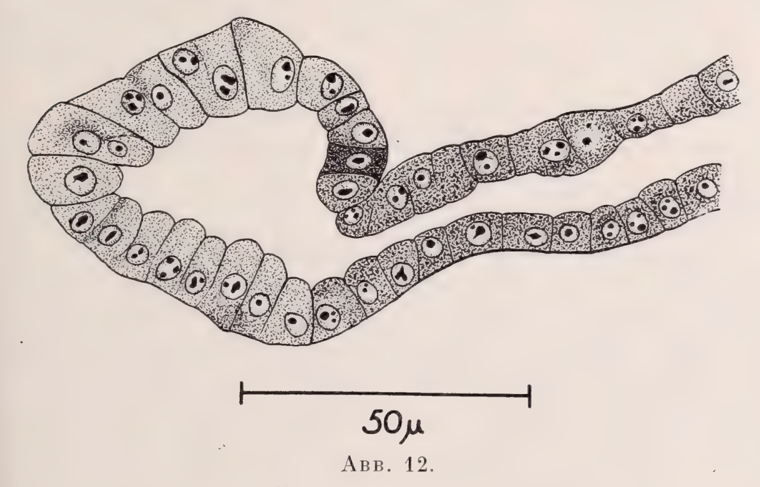


ABB. 12.

(Haematoxylin-HEIDENHAINSäureorange G.).

Uebergang vom Mittelstück ins höhere und weniger dicht granulierte Verbindungsstück. Man beachte die dicht granulierte Zelle an der Uebergangsstelle.

Gegen das Lumen sind die Zellen oft schwach vorgebuchtet, die Abgrenzung der einzelnen Zellen ist nicht immer sichtbar. Der rundliche Kern, der 1—2 Nucleoli enthält, liegt im Zentrum der Zelle. Stark lumenwärts verschobene Kerne, wie sie im Metanephros die Regel sind, sind selten anzutreffen. Oft ist dies ein Zeichen einer nicht ganz einwandfreien Fixierung. Der mittlere Kerndurchmesser beträgt 6 μ. Die Granulierung der Zelle ist wieder dichter als im Ueberleitungsstück, sie ist, sowohl was die einzelne Zelle wie auch das ganze Epithel anbetrifft, einheitlich. Stäbchen konnten nur bei FORMOL-Fixierung gesehen werden. — Wie im Ueberleitungsstück ist auch hier das Lumen frei von Einschlüssen. Einzelne Blasen sind zu beobachten, aber wiederum ohne dass das Epithel eine Veränderung zeigen würde.

ε *Das Verbindungsstück.*

Das Mittelstück führt, wie in der Nachniere, in das Verbindungsstück über (Abb. 12), das zum Ausfuhrsystem gehört. In der Urniere ist es sehr reduziert, kurz und wenig gewunden, auch tritt es spät auf. Im Prinzip weist es denselben Bau auf wie das der Nachniere (segment excréteur), für das Li Koue Tchang einen mittleren Durchmesser von 45 μ und eine mittlere Epithelhöhe von 17 μ angibt. Es findet also eine starke Vergrösserung des Gesamtdurchmessers wie auch des Epithels statt. Der Uebergang ist nicht scharf begrenzt. Die Basalmembran wie auch die Membranen, die die einzelnen Zellen voneinander abgrenzen, sind deutlich, erstere ist aber sehr dünn. Die Kernlage ist immer basal. Das Plasma kann als wenig dicht granuliert angegeben werden.

Auch in der Urniere vollzieht sich der Uebergang ins Verbindungsstück nur allmählich; das Epithel wird langsam höher (durchschnittliche Höhe 10 μ) und das Lumen erweitert sich (mittlerer Durchmesser des ganzen Kanälchenabschnittes 60 μ). Das cylindrische Epithel sitzt einer deutlichen Basalmembran auf; sämtliche Zellgrenzen sind gut erkennbar. Die Zellen sind schmal, wölben sich lumenwärts vor und enthalten basal den länglich geformten Kern (mittlerer Durchmesser 5 μ). Die einzelne Zelle wie auch das ganze Epithel ist gleichmässig granuliert. Gröbere Einschlüsse und Harnsäurekonkremente sind nicht vorhanden. Das Lumen ist stets leer.

ζ *Der Ausfuhrgang.*

Er zeigt erst im 3. Viertel der Brutzeit sein charakteristisches Aussehen: hohes cylindrisches Epithel mit sehr schmalen Zellen und stark basal gelegenen elliptischen Kernen. Die Zellen, die durch deutliche Membranen voneinander abgegrenzt sind, wölben sich ins Lumen vor. Das Plasma erscheint sehr hell und weist keine bemerkenswerte Einschlüsse auf. Der Unterschied zum Verbindungsstück besteht darin, dass das Epithel höher ist (durchschnittlich 20 μ), die Zellen noch schmaler und die Kerne dichter nebeneinander liegend. Das Lumen ist grösser. Das Epithel ist gleichmässig granuliert.

c) *Zusammenfassung der Beobachtungen über den Aufbau des Urnierennephrons.*

Das Urnierennephron der Vögel, das histologisch mit dem der Nachniere Aehnlichkeiten aufweist, in seinem Verlauf aber mehr an das der Amphibienniere erinnert, erreicht bei allen untersuchten Arten im 3. Viertel der Brutzeit seine höchste Ausbildung. Es besteht aus 6 histologisch genau abgrenzbaren Abschnitten:

1. MALPIGHI'sches Körperchen;
2. Hauptstück;
3. Ueberleitungsstück;
4. Mittelstück;
5. Verbindungsstück;
6. Ausfuhrgang (Urnierengang).

Der Glomerulus, der von einer dünnen bindegewebigen, mit einer Basalmembran versehenen BOWMAN'schen Kapsel umgeben wird, ist ungefähr 4 mal grösser als der der Nachniere. Es ist nur 1 Gefässpol vorhanden, der dem Harnpol opponiert ist. Die Bindegewebsmasse zeigt in ihrer Grösse Artunterschiede, ihre Kerne sind klein und chromatinreich. Die Kapillaren legen sich um die Bindegewebsmasse herum in Schlingen, bei einigen Arten können kleinere Kapillaren auch im Zentrum der Masse angetroffen werden. Einer deutlich ausgeprägten Basalmembran sitzt gegen innen das nur mit wenigen Kernen versehene Endothel auf. Es weist keine Zellgrenzen auf und scheint oft über weite Strecken zu fehlen; seine Kerne sind sehr chromatinreich. Die Deckzellen (Pericyten), die den Kapillaren kapselwärts aufsitzen, haben einen grossen runden, chromatinarmen Kern. Er liegt in einer optisch strukturlosen, keine Zellgrenzen aufweisenden Plasmaschicht.

Direkt am Harnopol beginnt das Hauptstück, das stark gewunden ist und ein kubisches Epithel aufweist. Die Zellen sind stets gut voneinander abgegrenzt. Es ist einfacher gebaut als das der Nachniere, die Höhe ist ungefähr dieselbe, dagegen weisen der runde Kern und das Lumen grössere Dimensionen auf. Die Zellen sind ärmer an Einschlüssen und lassen sich nicht in 2 Zonen unterteilen. Die Basalmembran ist deutlich. Der Bürstensaum ist hochdifferenziert, er ist im ganzen Hauptstück anzutreffen. Mit LI KOUE TCHANG gehen wir einig, wenn wir ihn bei einwandfreier

Fixierung als homogen erscheinend betrachten, nur mit einer schwachen, auf submikroskopischen Strukturen basierender Streifung versehen. Eine härchenartige Struktur ist nie zu sehen. Ob der Saum als der apikalste Teil des Zelleibes angesprochen werden darf, wie dies SJÖSTRAND proklamiert, kann hier nicht beurteilt werden. Eigentümlich ist nur, dass die Lumenmembran am Fuss des Bürstensaumes als die eigentliche Grenzlinie erscheint. An der Basis zeigt der Saum oft die in der Literatur als Basalkörperchen beschriebene Körnchenreihe. Im Lumen ist stets eine wabigblasige Struktur vorhanden.

Der Uebergang zum gewundenen, aber bedeutend kürzeren Ueberleitungsstück ist deutlich; es haftet am Gefässpol und an der BOWMAN'schen Kapsel. In der histologischen Ausbildung weicht es vom entsprechenden Abschnitt der Nachniere ab: die mitten bis basal gelegenen, länglich geformten Kerne liegen sehr dicht gedrängt in seinem cylindrischen Epithel. Die Zellen sind untereinander gut abgegrenzt und wölben sich kuppenartig ins Lumen vor, was aber niemals, infolge der cylindrischen Form der Zellen, zu einer Aehnlichkeit mit dem Metanephros-Ueberleitungsstück führt oder gar mit dem dünnen Schleifenteil des Säugernephrons. Die Basalmembran ist deutlich. Die Granulation ist wenig dicht; das Lumen ist leer. — Ein Fehlen dieses Abschnittes wurde nie beobachtet.

Der Uebergang zum Mittelstück ist weniger deutlich infolge des nicht so starken Epithelwechsels, er ist aber bei genauer Betrachtung immer zu sehen. Das Mittelstück verläuft ziemlich gerade in Richtung auf den Ausfuhrgang, in den es in jüngeren Stadien, ohne noch in ein Verbindungsstück überzugehen, mündet. Auch dieser Abschnitt zeigt Unterschiede zum entsprechenden der Nachniere. Es weist ein kubisches Epithel auf, die Basalmembran ist stark. Die Lumenmembran verläuft ziemlich gerade; die Abgrenzung der einzelnen Zellen ist deutlich. Der rundliche Kern liegt mitten in der ziemlich dicht und einheitlich granulierten Zelle. Stäbchenartige Strukturen sind nur bei FORMOL-Fixierung anzutreffen. Das Lumen ist leer. Das Mittelstück zeigt keinen Haftpunkt am MALPIGHI'schen Körperchen.

Das Verbindungsstück der Urniere zeigt den gleichen Bau wie das der Nachniere, nur ist es bedeutend kürzer und zeigt keine bemerkenswerte Zelleinschlüsse. Das Lumen ist etwas

grösser, das Epithel aber niedriger. Es ist ein nur wenig dicht granuliertes Cylinderepithel, das einer deutlichen Basalmembran aufsitzt und sich gegen das Lumen kuppenartig vorwölbt. Der elliptisch geformte Kern liegt ganz basal. Das Lumen ist leer.

Der Ausfuhrgang zeigt im Prinzip denselben Bau wie das Verbindungsstück. Ein Unterschied besteht nur darin, dass das Epithel höher ist, die Zellen noch schmaler und die Kerne dichter gedrängt liegen. Das Lumen ist grösser und stets leer. Auch das gleichmässig granulierte Ausfuhrgangepithel weist keine gröberen Einschlüsse auf.

2. Zur Frage der Funktion des Mesonephros.

Von Anfang an waren wir bei unseren Untersuchungen darauf bedacht, die Urniere der Vögel auf ihre immer noch fragliche funktionelle Tätigkeit hin zu untersuchen. Obwohl der Nachweis eines physiologischen Vorganges auf ausschliesslich histologischer Basis immer widerlegt werden kann, so ist es doch möglich, bei vergleichender Betrachtung der histologischen Bilder auf Grund verschiedener Altersstadien, verschiedener Arten und Fixierungsbehandlungen einige Sicherheit über funktionelle Fragen zu erhalten.

Da der Vogelembryo, eingeschlossen in seinem Ei, ein für experimentelle Arbeiten schwer zugängliches Objekt ist, wurde bis heute wenig versucht, seine Urnierenfunktion nachzuweisen. Als Untersuchungsobjekt diente immer der Embryo des Huhnes, mit dem infolge seiner Grösse noch leicht zu arbeiten ist. Der Nachweis wurde mit Vitalfarbstoffen geliefert, die an verschiedenen Stellen des Eies wie auch in den Embryo selbst injiziert wurden. Wenn der Farbstoff vom embryonalen Blutkreislauf aufgenommen wird, lagert er sich später in Form von Granula in den glomerulusnahen Zellen des Hauptstückes ab. Die Ablagerung des Farbstoffes darf als Beweis einer Nierenfunktion angesehen werden (Möllendorff 1915/16, 1923).

Möllendorff u. a. arbeiteten hauptsächlich mit Amphibien, nicht um eine Funktion nachzuweisen, sondern um das Wesen der Nierenfunktion abzuklären. Schneider (1940), sich auf Möllendorff's Arbeiten stützend, wandte diese Methode auch für die Vögel an, indem er Hühnerembryonen verschiedenen Alters

Trypanblau in die Dottervene injizierte und an Hand der Farbstoffgranula-Ablagerung die Funktion der Urniere bewies. Den Funktionsbeginn setzt er auf den 5. e-Tag, leider gibt er kein Datum der Abtretung der Funktion an den Metanephros bekannt.

Schon vor SCHNEIDER konnte BAKOUNINE (1895) durch intravenös injiziertes Indigcarmin, das sie in den Kanälchen abgelagert wieder fand, die Urnierenfunktion beim Hühnchen vom 3.—16. e-Tag abgrenzen.

Auch HANAN (1927) und ATWELL und HANAN (1926), die Trypanblau von der Luftkammer des Eies zur Resorption bringen, finden eine Anfärbung der Urniere und auch eine Anfärbung der Allantoisflüssigkeit. ZARETZKI (1910) dagegen erhielt nur eine schwache Färbung der Allantoisflüssigkeit. Auch HURD (1928) erhielt nach Luftkammerinjektionen gefärbte Urnieren.

Fast alle andern Untersuchungen, die die Funktion zu beweisen versuchen, stützen sich auf rein histologische Tatsachen. Wenn die Ergebnisse dieser Arbeiten einander z. T. vollkommen widersprechen, so ist das nur die Folge der jeweils anderen Deutung der histologischen Struktur der Nierenepithelien, die sich je nach Fixierung stark verändern können.

Anfangs zweifelte wohl niemand an der Funktionstüchtigkeit der Urniere; v. MIHALKOVICS (1885) spricht immer von Funktion, er versucht sie ja auch abzugrenzen und glaubt an eine Abtretung der Nierentätigkeit an den Metanephros.

Doch schon WEBER (1897), der allerdings Säugerembryonen zum Untersuchungsobjekt hatte, zweifelt stark an einer funktionellen Tätigkeit. Er versucht die Funktion durch das erste Auftreten der Glomeruli einerseits und durch die histologisch erkennbaren Abbauerscheinungen anderseits abzugrenzen. Er macht aber die Feststellung, dass nur beim Schwein der Metanephros z. Zt. der Urnierenrückbildung so weit ausgebildet ist, dass er die Nierenfunktion übernehmen könnte. — Es ist allerdings zu beachten, dass die Säuger in ihrer Urnierenausbildung sich nicht so einheitlich darbieten wie die Vögel, da die Placenta die excretorische Funktion des Embryos teilweise übernehmen kann, was eine Reduktion der Urniere zur Folge hat. So gelangt BREMER (1916) an Hand von Untersuchungen an Placenta und Urniere zu einer Einteilung der Säuger in 2 Klassen: eine erste, die sich in der Urnierenausbildung gleich verhält wie die Sauropsiden, d. h., dass der Mesonephros so

lange tätig ist, bis der Metanephros imstande ist, die Funktion zu übernehmen und eine 2. Gruppe, bei welcher die Urniere früher zurückgebildet wird, worauf die Placenta die Funktion übernimmt. Koordiniert mit der Urnierenausbildung ist die der Allantois, die in der ersten Gruppe gross, in der zweiten aber klein und rückgebildet ist. PORTMANN (1938) kommt unter Berücksichtigung der Mesonephros-, Allantois- und Nabelblasengrösse zu einer Eutheriengliederung in 3 grosse Gruppen, die deutlich die Abhängigkeit der Allantoisgrösse von der Urnierengrösse zeigen. HINTZSCHE (1940) weist allerdings wieder darauf hin, dass regelmässige Beziehungen zwischen Placenta und Urniere nicht bestehen und dass eine beträchtliche Allantoisausbildung auch unabhängig von der Urnierengrösse und -Tätigkeit erfolgt. — Die Abhängigkeit der Allantoisausbildung von der Urnierenausbildung tritt wieder klar zu Tage bei den Vögeln: hier ist die Allantois stets hoch entwickelt und gross, ebenso zeigt die Urniere, wie weiter unten noch gezeigt wird, eine sehr hohe Differenzierung und eine sehr gleichmässige, auf die Brutzeit abgestimmte Entwicklung.

Schon früh wurde den im Hauptstück auftretenden „Sekretionsvorgängen" grosse Beachtung geschenkt, die man zuerst alle als richtige Sekretionsvorgänge deutete. SAUER (1895) wies dann aber nach, dass viele als Funktionszustände beschriebene Veränderungen im Nierenepithel als Artefakte aufzufassen sind. Leider wurde diese Arbeit von SAUER zu wenig beachtet und neuerdings künstlich entstandene Bildungen als Funktionszustände angesehen. MÖLLENDORFF (1930) machte dann wiederum auf die schwere Fixierbarkeit der Niere aufmerksam und hielt sämtliche „Sekretionserscheinungen" als Artefakte, musste aber später wieder gewisse Einschränkungen machen (1936). Auch andere Autoren (z. B. KOSUGI, 1927) beschrieben immer wieder sekretionsähnliche Bilder, die im Hauptstück, auch bei guter Fixierung, auftreten. Heute ist man wieder der Ansicht, dass sich im Hauptstück, neben resorptiver Tätigkeit, auch Sekretionsvorgänge abspielen (HÖBER 1947). Es ist aber schwer, Fixierungsartefakte und natürliche Epithelveränderungen auseinanderzuhalten.

Wie in der definitiven Niere, so ist auch im Mesonephros das Hauptstück der empfindlichste Teil was seine Fixierung anbelangt. Sehr empfindlich ist sein Plasma und der Bürstensaum, z. T. auch der Lumeninhalt. Der Kern dagegen zeigt keine grossen Veränder-

ungen, dasselbe trifft auch zu für den gesamten Glomerulus. Lange Zeit wurden Bürstensaumdurchbrüche (die durch die Sekretionszellen zustande kommen) als normale Erscheinung bewertet. Möllendorff (1930) jedoch u. a. m. betrachteten die Niere nur bei zusammenhängendem, lückenlos erscheinendem Saum als gut fixiert. Später gibt Möllendorff (1936), wie schon erwähnt, Sekretionserscheinungen zu und damit auch Bürstensaumdurchbrüche; er führt dies allerdings nicht weiter aus. Auch Brodersen (1931) und Terbrüggen (1933) erklären Saumdurchbrüche wieder als eine normale Erscheinung, ebenso widerlegt auch Sjöstrand (1944) die Kontinuität des Saumes.

Aus Gründen, die noch später erläutert werden sollen, betrachten auch wir Saumdurchbrüche als eine natürliche Erscheinung, die nicht als Fixierungsbildung zu betrachten ist. Im Gegensatz zu Brodersen (1931) und Bargmann (1936), die wiederum den Saum als von Härchen zusammengesetzt beschreiben, erachten wir jegliches Deutlichwerden von „Härchen" als mangelhafte Fixierung. Verbunden damit ist oft ein starkes Hervortreten der Lumenmembran und der Verlust der äusserst fein strukturierten Abgrenzung des Saumen gegen das Lumen. Bei einwandfreier Behandlung erscheint der Bürstensaum kompakt, massig und zusammenhängend, nur durch die Sekretionszellen durchbrochen. Er weist höchstens eine schwache Parallelstreifung auf. — Ferner ist das Auftreten von grossen Vakuolen und das Verschwinden der Granula in der Hauptstückzelle als schlechte Fixierung zu bewerten. Das Wegfallen jeglicher Blasen- oder Wabenstrukturen (ersetzt durch das Auftreten grösserer, stark färbbarer Körner, die gewöhnlich im Zentrum liegen), das Austreten von Kernen und ganzen plasmatischen Teilen in das Lumen (abgesehen bei Abbauvorgängen) sind ebenfalls nicht als natürliche Erscheinungen zu bewerten. Kernaustritte sind besonders häufig im Mittelstück zu beobachten. — Beim Loslösen der Kanälchen von ihrer Bindegewebshülle handelt es sich um eine reine postmortale Erscheinung, die gewöhnlich durch Kernaustritte begleitet wird.

Obige Beobachtungen wurden am Mesonephros der Vögel gemacht; wie weit sie auch für andere Nieren Geltung haben, bleibe dahingestellt.

Die Urnieren- „Sekretzelle".

Die nur im Hauptstück auftretende, als Sekretzelle bezeichnete Zellform, ist ab Mitte des 2. Viertels der Brutzeit bei sämtlichen untersuchten Arten zu sehen. Ihre Anzahl nimmt gegen die Mitte des 3. Viertels zu, um dann wieder kleiner zu werden. Im letzten

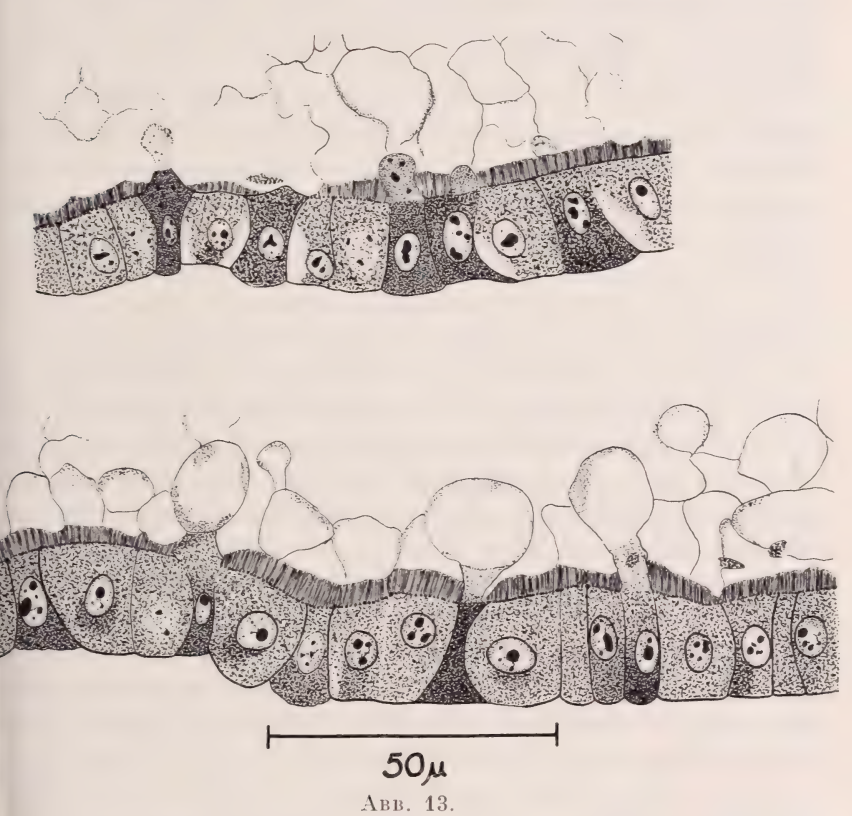


ABB. 13.
Hauptstückepithel mit Sekretzellen in verschiedenen Stadien.
(Haematoxylin-HEIDENHAIN-Säureorange G.)

Viertel ist sie nicht mehr anzutreffen. Am häufigsten kommt sie bei der Amsel vor, wo ihre Anzahl am 8./9. e-Tag ein Maximum erreicht (Abb. 13). Schon bei Betrachtung eines Nierenschnittes mit schwacher Vergrösserung fallen einem die in verschiedenen Abständen im Epithel des Hauptstückes aufeinanderfolgenden dunkleren Zellen auf. Sie heben sich deutlich von den helleren Nachbarzellen ab. Am deutlichsten sind sie bei Hämatoxylin-

färbung mit einer Nachbehandlung in Säureorange G. jedoch treten sie auch bei der Azan- und MANN'schen Färbung immer deutlich hervor. Sie sind stets schmäler, cylindrischer als die umgebenden Zellen und besitzen ein kleineres Volumen. Die Granulation ist dichter und äusserst fein, oft erscheint die Zelle durch einen vollkommen homogenen Stoff angefüllt zu sein. Wohl infolge dieser sehr dichten cytoplasmatischen Struktur ist der Kern undeutlich bis unsichtbar, oft erkennt man nur noch die 2—3 grösseren Nucleolen, die sich vom feiner granulierten Grund abheben. Die seitlichen Zellmembranen sind konvex gebogen, sie scheinen durch die beiden Nachbarzellen eingedrückt zu sein. Letztere zeigen im Gegensatz zu den Sekretzellen ein vergrössertes Lumen und somit ein heller erscheinendes Plasma; paradox dazu ist aber das Undeutlichwerden ihres Kernes, auch hier sind oft nur noch die Nucleolen erkennbar und selbst diese können verschwinden. Die der Sekretzelle anliegende Plasmazone ist oft völlig granulafrei.

Lumenwärts durchbricht die Zelle unter Ausstossung von Blasen den Bürstensaum. Es sind verschiedene Blasenformen und -Grössen zu beobachten, die wohl als zeitlich verschiedene Stadien zu deuten sind: zuerst wölbt sich die Zelle nur wenig vor. Der lumenwärts liegende Teil, der sich später zur Blase erweitert, ist heller als der basal gelegene Zelleib, der gröber granuliert ist. Diese erste Ausstülpung vergrössert sich und gibt gegen das Lumen eine an Grösse ständig zunehmende Blase ab. Sie erscheint hell und weist nur am Rand einige wenige Granula auf. Mit einem dichter granulierten Stiel steht sie in Verbindung mit der Zelle. Die Blase macht sich später frei und bleibt im Lumen neben anderen Blasen liegen, was zu einer wabigen Struktur führen kann. An den Rändern liegen immer noch die Granula. Ob der Stiel sich wieder retrahiert und die Zelle sich wieder zum Ausgangsstadium zurückbilden kann, ist unsicher, da das Anfangsstadium und das Endstadium das gleiche Bild zeigen und deshalb nicht unterschieden werden können.

Die geschilderten Verhältnisse zeigen Aehnlichkeit mit der schon lange bekannten sog. Blasensekretion oder bläschenförmigen Sekretion. Hier im Mesonephros scheint sie sich aber etwas komplizierter abzuspielen. Es handelt sich nicht nur um das Austreten einer mit Flüssigkeit gefüllten Blase, sondern um einen Vorgang, bei dem auch die Nachbarzellen eine gewisse Rolle spielen oder

in den sie wenigstens passiv einbezogen werden. Nachdem man die Blasensekretion eine zeitlang als reiner Fixierungsartefakt betrachtete, rechnet man sie heute wieder zu den auch im lebenden Objekt vorkommenden Erscheinungen. BARGMANN (1936) hat sie am lebenden Objekt beobachten können (Fischniere).

Soviel auch über die Blasensekretion diskutiert wurde, so ist sie doch nur wenig genau beschrieben und abgebildet worden. Die umfassendste Arbeit stammt von NICOLAS (1891), dem Säugerembryonen als Untersuchungsobjekt dienten. Bei ihm ist sicher ein Teil der als Sekretion beschriebenen Zustände auf eine mangelhafte Fixierung zurückzuführen. Er unterscheidet 2 Sekretionstypen, die sich durch die Grösse der ausgestossenen Blasen unterscheiden. Beide Typen findet er eigenartigerweise auch im Tubulus collectivus (segment collecteur), was eher wieder als ein Fixierungsartefakt zu deuten ist, besonders auch deshalb, weil er grosse Vakuolen innerhalb der Zelle abbildet. Neben verschiedenen Sekretionsbildern beschreibt NICOLAS auch Zustände, die denen des Mesonephros der Vögel gleichen: dicht granulierte Sekretzellen, die eine grosse, Granula enthaltende Blase ausscheiden. Die Nebenzellen jedoch zeigen keine Veränderungen.

Neben NICOLAS beschrieben auch RANVIER (1886-88), VAN DER STRICHT (1891, 1892), DISSE (1893) und FIRKET (1914, 1920) Sekretionsvorgänge. Aber auch sie unterscheiden sich von denjenigen im Mesonephros, besonders da DISSE betont, dass die Sekretzelle ihr Volumen unter Aufhellung vergrössere und dass die Zellkuppen sich nach Entleerung ihres Inhaltes wieder zurückziehen und sich verkleinern. Auch FIRKET's Sekretionsbilder und -Beschreibungen haben nur wenig Aehnlichkeit mit unseren Beobachtungen.

Ob es sich bei den Blasenausstossungen der Hauptstückzellen um eine wirkliche Sekretion handelt, bleibe dahingestellt. Jedenfalls führen wir das Auftreten der Sekretzellen nicht auf eine mangelhafte Fixierung zurück. MÖLLENDORFF (1936) beobachtete echte Sekretionsvorgänge in der Hippocampusniere; er gibt hier auch zu, dass auch bei guter Fixierung Blasenausstossungen zu sehen sind. Er betrachtet diesen Vorgang aber nur als eine Reinigung der Hauptstückzellen, nicht als einen Sekretionsvorgang. Er glaubt auch, dass es sich bei dem von KOSUGI (1927) beschriebenen sog. Granuloid um etwas Besonderes handle, das von der

Blasensekretion wie auch von den echten Sekretionsvorgängen zu trennen sei. KOSUGI behauptet, dass die Hauptstückzellen bei guter Fixierung verschiedene Grössen aufweisen, indem sie ständig Glomerulusfiltrat aufnehmen und wieder abgeben. Es handelt sich um Quellungs- und Entquellungsvorgänge, wobei ein „Granuloid" unter Mithilfe der Nachbarzellen ins Lumen abgegeben wird. Auch SJÖSTRAND (1945/46) konnte granuloidähnliche Bildungen beobachten.

Sicher ist, dass die im Mesonephros der Vögel auftretenden Sekretzellen keine Granuloidzellen sind. Eigenartig ist nur die Uebereinstimmung, dass auch bei der Granuloidausstossung die Nachbarzellen mithelfen. Es ist möglich, dass es sich auch in der Urniere um Quellungs- und Entquellungsvorgänge handelt.

Die Sekretzellen treten bei jeder Fixierung in der gleichen Form und der gleichen Anzahl auf. Sie sind auch stets sowohl am Rand wie auch im Innern des Organes gleich stark vertreten. Wären sie künstliche Bildungen, so wären Unterschiede je nach Fixierungsart und nach der Lage im Organ zu konstatieren, da der äussere Rand der Niere der fixierenden Flüssigkeit eher und stärker ausgesetzt ist. Auch das gesamthistologische Bild des Metanephros ist normal.

Auch die Theorie von ERNST (1926) hat, wenigstens was die Vögel anbetrifft, keine Geltung. Er glaubt, dass die Blasenbildungen im Hauptstück der Urniere das erste Zeichen ihres Abbaues wären. Schon KOZLIK und ERBEN (1935) aber konnten an der menschlichen Urniere nachweisen, dass die Blasen kein Degenerationsprodukt sind.

Auch nach unseren eigenen Beobachtungen kann es sich bei der blasenförmigen Sekretion nicht um ein Abbauphänomen handeln; im Gegenteil, wir betrachten sie als Zeichen funktioneller Aktivität. Die blasenausstossenden Sekretzellen treten schon zu einer Zeit auf (Huhn: 8. e-Tag, Alpensegler: 8. e-Tag, Amsel: 5. e-Tag), wo nicht einmal die einzelnen Nephronabschnitte sich fertig differenziert haben und der Glomerulus noch lange nicht sein grösstes Volumen erreicht hat. Auch sind sie während des Abbaues (4. Viertel der Brutzeit) nie mehr anzutreffen. ERNST, der erklärt, die Blasen erschienen im Zeitpunkt der Sprossung der ersten Nachnierenkanälchen (was auch ungefähr stimmt), erachtet wohl letzteres als Beginn der Rückbildung der Urniere, was aber bei den Vögeln sicher nicht zutrifft.

Es treten allerdings zu Beginn des Abbaues Blasen in einzelnen Kanälchen auf, und zwar gewöhnlich in grosser Menge. Sie liegen längs der Innenwand des Kanälchenepithels, sodass man von einem Blasen r i n g sprechen kann. Es sind auch bei guter Fixierung blasenartige Gebilde in den anderen Abschnitten des Nephrons zu sehen (Ueberleitungs- und Mittelstück, weniger im Verbindungsstück, Abb. 7). Es ist möglich, dass es des öftern diese Blasen waren, wenn von einer blasenförmigen Sekretion die Rede war. Sie sind aber unseres Erachtens scharf zu trennen von den beschriebenen Bildungen im Hauptstück. Bei den letzteren kann man stets nachweisen, dass die Blase ihren Urprung von einer spezifisch strukturierten Zelle nimmt und mit ihr am Anfang durch einen Stiel in Verbindung steht. Bei den in den anderen Abschnitten auftretenden Blasen ist eine Verbindung mit dem Epithel nie zu sehen, obwohl man auch hier annehmen muss, dass sie von ihm ausgestossen wurden. Die unter der Blase liegende Zelle zeigt auch nie irgendwelche Veränderungen gegenüber ihren Nachbarzellen, auch sind die Blasen kleiner und enthalten selten Granula. Möglich ist es, dass diese Blasen durch die Reizwirkung der Fixierungsflüssigkeit aus dem Epithel ausgepresst wurden. — Den Blasenring, der während der Abbauvorgänge auftritt, erachten wir wieder als eine natürliche Bildung, aus dem Grunde, weil er nur bei ganz wenigen Kanälchen auftritt und nicht bei jedem Individuum. Auch zeigen Kanälchen, die dem Blasenringkanal direkt anliegen, keine Veränderungen. Als Fixierungsartefakt müsste er bei allen gleichstrukturierten Gebilden in der gleichen Intensität auftreten.

Durch die Farbstoffinjektionsversuche wurde die Funktionstüchtigkeit der Urniere des Huhnes bewiesen. Wir stellten uns die Aufgabe, die Niere auf ihre Tätigkeit hin histologisch genauer zu betrachten und weitere Arten in die Untersuchung einzubeziehen, um die Funktionsdauer im Verhältnis der jeweiligen Brutdauer genauer zu betrachten. Auch war es fraglich, ob sich vom Huhn systematisch wie oekologisch stark abweichende Arten in Bezug auf die Urnierenausbildung und ihre Funktionstüchtigkeit gleich verhalten. Es zeigte sich dann, dass der Mesonephros bei den verschiedensten Arten dieselbe Struktur aufweist und dass die Funktionszeit sich der Brutdauer anpasst.

Neben den Vitalfarbstoff-Injektionen lassen noch andere Beobachtungen auf eine Funktionstüchtigkeit schliessen:

Schon die Unterteilung des Nephrons in verschiedene, stets gut abgegrenzte Abschnitte, die bei allen Arten auftreten und die grosse Aehnlichkeit mit denjenigen funktionstüchtiger Nieren zeigen, macht eine Funktionslosigkeit des Urnierennephrons unglaubhaft. — Der Glomerulus mit seinen grossen mit Blutzellen gefüllten Kapillaren, die ein deutliches Endothel und eine Deckzellenschicht aufweisen, zeigt in seiner histologischen Differenzierung gegenüber demjenigen der funktionstüchtigen Nieren keinen Unterschied. Auch Bargmann (1933), der die Urnierenglomeruli bei Säugern untersuchte, betont, dass „das Vorhandensein der pericytären Deckzellen auf den Glomerulusschlingen des fetalen Mesonephros ein neues Beispiel darstellt für die hohe morphologische Differenzierung des Urnierennephrons, die sich mit der Annahme einer Funktionslosigkeit der fetalen Urniere schlecht in Einklang bringen lässt.“

Auch das Glomerulus-Volumen, das eine stetige Zunahme bis zum Höhepunkt und ein darauffolgendes Absinken zeigt, ist ein Beweis für die genau geregelten Aufbau- und Abbauvorgänge, die sich in der Urniere abspielen. Bei einem nur rudimentär, als Folge seiner phylogenetischen Vorgeschichte angelegten Organes wäre dies kaum zu beobachten. Andere Messungen und Auszählungen stimmen im Prinzip mit der Volumenkurve überein.

Die bei allen Arten vorgenommenen Glomerulusvolumenmessungen wurden auf folgende Art ermittelt: mit Hilfe eines Messoculares wurden von jedem Individuum bei stets gleicher Vergrösserung 2 Durchmesser von ungefähr 25 ausgewählten Glomeruli gemessen. Es wurde darauf geachtet, möglichst in jeder Region der Niere Messungen auszuführen. Von den beiden Durchmessern, die infolge der kugelähnlichen Gestalt des Glomerulus nicht viel differierten, wurde ein Mittelwert errechnet. Da die Form des Glomerulus einer Kugel ähnlich ist und seine Lappung im Gegensatz zu anderen Tierformen sehr gering ist, kann sein Volumen leicht ermittelt werden.

Abb. 14 gibt den Verlauf der Volumenkurve der 3 genauer untersuchten Arten wieder. Alle 3 zeigen eine starke Zunahme von den ersten Tagen der Entwicklung (wo das Volumen bei allen ungefähr dasselbe ist) bis zu einem Höhepunkt, der beim Huhn mit 16'000 Einheiten auf den 11., beim Alpensegler und bei der Amsel mit ungefähr 9000 Einheiten zwischen den 11. und 15., bezw. auf

den 8. e-Tag fällt. Die in der Kurve auftretenden Unregelmässigkeiten sind auf individuelle Schwankungen zurückzuführen. Der Höhepunkt fällt bei allen 3 Arten auf den Anfang des 3. Viertels der Brutzeit. Die übrigen, hier nicht eingezeichneten Arten verhalten sich analog. Den grössten Wert erreicht das Huhn, den kleinsten der Haussperling (3500 Einheiten). — Die anschliessende Volumenverminderung geht rapid vonstatten bei den Vertretern mit kurzer Brutdauer. Das langsame Absinken der Kurve nach dem Schlupftag beim Huhn ist durch das länger dauernde Uebrig-

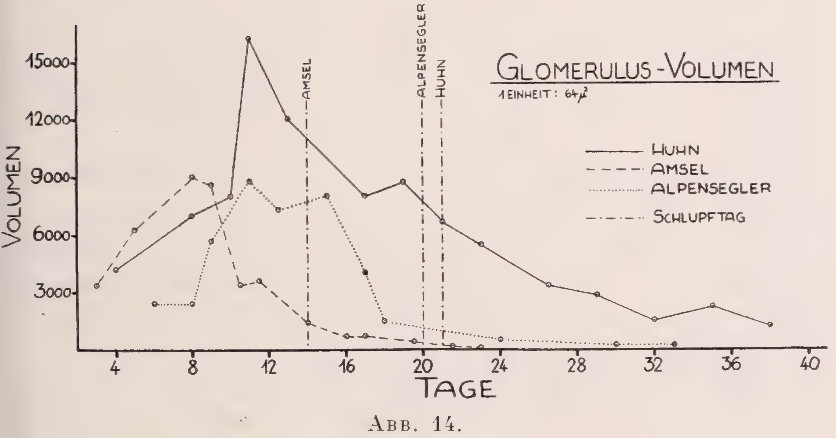


ABB. 14.
Glomerulusvolumen von Huhn, Alpensegler und Amsel.

bleiben der Bindegewebskerne der früheren Glomeruli zu erklären. Der pe-Glomerulus besteht nur noch aus einer Bindegewebskugel; die Volumenverringerung ist hauptsächlich auf die Schrumpfung der Kapillaren zurückzuführen.

Zur Auszählung der Glomeruli werden verschiedene Methoden angewendet, die aber alle gewisse Mängel aufweisen. Die genaue Zahl kann nicht ermittelt werden, es handelt sich immer nur um Annäherungswerte. Es war bei unseren Untersuchungen auch weniger wichtig, die genaue Zahl der Glomeruli zu erhalten, als vielmehr Vergleichswerte zu ermitteln. Die Kurve (Abb. 15) zeigt die Glomeruluszahl einer Niere. Da grössenmässig nur eine geringe, histologisch überhaupt keine Rechts-Links-Verschiedenheit zu konstatieren war (während der Embryonalzeit !), spielte es keine Rolle, welche Seite ausgezählt wurde, besonders da ja von vorne-

herein mit grossen Fehlern gerechnet werden musste. Die Unregelmässigkeiten. besonders auch das Ansteigen der Kruve des Huhnes nech dem Schlüpftag, sind auf individuelle Schwankungen zurückzuführen. Bei der Auszählung wurde die bekannte Schnittdicke durch den mittleren Glomerulusdurchmesser dividiert, das Ergebnis bezeichnete jeden auszuzählenden Schnitt, was durch die ganze Schnittserie hindurch ausgeführt wurde.

Die Kurve zeigt wiederum die absolute Uebereinstimmung der Werte bei allen Arten in den ersten e-Tagen, alle weisen eine Glo-

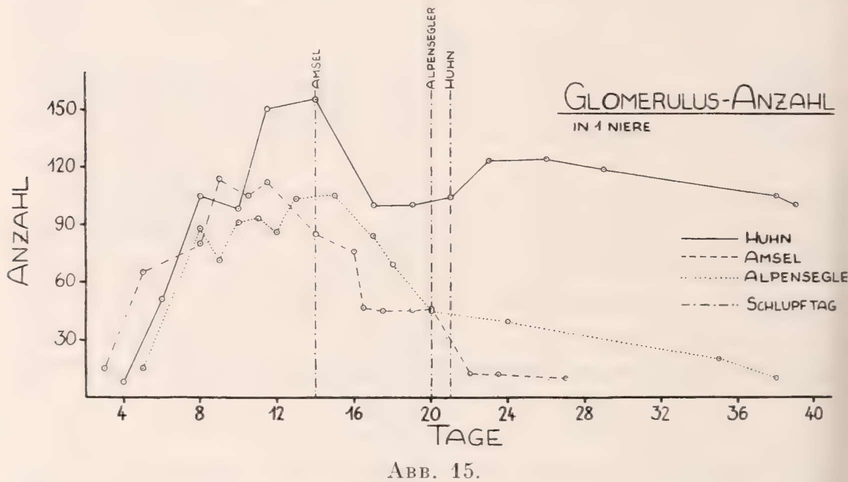


ABB. 15.

Glomerulusanzahl von Huhn, Alpensegler und Amsel.

merulusanzahl von 10—15 auf. Ein starkes Ansteigen bis zu einem Höhepunkt, der beim Huhn wiederum im 3. Viertel liegt (allerdings mit einer kleinen Verschiebung gegen den Schlüpfmoment hin), ist auch hier zu beobachten. Auch beim Alpensegler und bei der Amsel liegt das Maximum wieder im gleichen Viertel wie bei der Volumenkurve, doch ist es auch hier ein wenig verschoben. Der Maximalwert beträgt beim Huhn 155, beim Alpensegler 105 und bei der Amsel 115. Die Verminderung der Anzahl geht nicht so schnell vonstatten wie die Abnahme des Volumens, was begreiflich ist, da der Abbau eines so grossen Gebildes einige Zeit für sich beansprucht.

In der Postembryonalzeit wurden nur diejenigen Glomeruli gezählt, die noch deutlich als solche sichtbar waren und von einer Kapsel umgeben waren. Abgekapselte, undeutliche Bindegewebs

kugeln wurden nicht gezählt. Bei der Amsel sind ungefähr am 30. Tag (= 16. pe-Tag), beim Alpensegler am 40. Tag (= 20. pe-Tag) keine Glomerulusreste mehr vorhanden. Beim Huhn lassen sie sich bis zum 49. Tag (= 28. pe-Tag) nachweisen.

Die kleine Anzahl der Glomeruli in der Vogelurniere wird kompensiert durch ihre Grösse. Wenn man das Glomerulusvolumen als einen Ausdruck der Funktionsintensität wertet, so zeigt sich, dass zur Zeit der Abgabe der Funktion in beiden Nieren ungefähr das gleiche Funktionspotential vorliegt. Die Multiplikation der Glomerulusanzahl mit seinem Volumen (in 1 Niere) ergibt z. B. bei der Amsel (10./11. e-Tag) einen Wert von rund 400'000 Einheiten in der Urniere, während die Nachniere rund 300'000 Einheiten aufzuweisen hat. (Es ist zu beachten, dass in diesem Zeitpunkt erst ein kleiner Teil der Nachnierenglomeruli ausgebildet ist; am 10. e-Tag z. B. erst etwa 1000, das adulte Tier weist ungefähr 70'000 Glomeruli in einer Niere auf). Da bei Glomerulusauszählungen, besonders in der Nachniere, mit grossen Fehlern gerechnet werden muss, sind obige Zahlen mit Vorsicht aufzufassen. Eigentümlich ist es aber gleichwohl, dass die Urniere bei mehreren Arten im 3. Viertel der Brutzeit stets eine etwas grössere Einheitenzahl aufzuweisen hat als die Nachniere. Im letzten Viertel verschiebt sich das Verhältnis dann allerdings stark zu Gunsten der definitiven Niere. Wenn obige Zahlen richtig sind, müsste man also z. Zt. der Funktionsübergabe für eine kurze Zeitspanne mit einer etwas schwächeren Nierentätigkeit rechnen, die dann allerdings sofort durch das schnelle Wachstum der Nachniere wieder aufgeholt würde (vgl. auch die Wägungen von SCHMALHAUSEN 1927).

Eine Uebereinstimmung mit der Glomerulusvolumen und -Anzahl-Kurve ergibt auch die Messung der Hauptstückepithelhöhe. Auch hier beobachten wir eine Zunahme bis ins 3. Viertel und ein darauffolgendes Absinken. Die grösste Höhe wird beim Huhn zwischen dem 12. und 14. e-Tag erreicht, beim Alpensegler am 12. e-Tag und bei der Amsel zwischen dem 8. und 11. e-Tag. Die übrigen Kanälchenabschnitte zeigen keine Epithelveränderungen im Verlauf der Brutzeit; auch die Kerngrösse sämtlicher Abschnitte bleibt sich sozusagen immer gleich.

Neben der Grössenveränderung des Hauptstückepithels ist auch eine Strukturveränderung zu sehen, die sich im Auftreten und

Verschwinden der schon erwähnten Sekretzellen äusserst. Auch sie zeigen eine Zunahme vom 2. bis zum 3. Viertel, um dann plötzlich zu verschwinden.

Es seien hier noch die Wägungen des Mesonephros, die SCHMAL-HAUSEN (1927) ausgeführt hat, erwähnt. Er konstatiert beim Huhn eine starke Gewichtszunahme des Mesonephros in den ersten Tagen, die ihren Abschluss am 15. e-Tag erreicht mit einem Gewicht von 0.0180 g; in den folgenden 3 Tagen sinkt es auf 0.0085 g. Am Schlüpftag wiegt die Urniere nur noch 0.0055 g. Der Metanephros, der auch eine prozentual starke Gewichtszunahme in den ersten Tagen zeigt, erreicht am 15. e-Tag ein Gewicht von 0.032 g; auf den 16. e-Tag hin ist eine Zunahme von 94% zu beobachten, die später wieder auf 11—24% absinkt. Am Schlüpftag wiegt er 0.130 g.

Interessant ist die plötzliche, starke Zunahme des Metanephros-gewichtes, zu einem Zeitpunkt, wo die Gewichtskurve des Mesonephros eine rückläufige Bewegung einschlägt. Man denkt hier an eine Uebernahme der Funktion durch die Nachniere, die dies mit einer sofortigen Vergrösserung ihrer Masse kompensieren muss. Es ist jedoch anzunehmen, wie dies schon v. MIHALKOVICS glaubte, dass die beiden Nieren eine zeitlang nebeneinander funktionieren. Diese Ansicht wird auch gestützt durch die chemischen Analysen der Allantoisflüssigkeit (NEEDHAM 1931), die zeigen, dass die Harnsäuremengen vom 4./5. e-Tag an bis zum Schlüpftag gleichmässig zunimmt; die Uebergabe der Nierenfunktion vom Mesonephros an den Metanephros macht sich also nicht bemerkbar, es besteht ein fliessender Uebergang. Nur FRIDERICIA (1912) beobachtete ein Absinken der Harnsäuremenge nach dem 17. e-Tag, welches Datum ungefähr zusammenfällt mit dem beginnenden Abbau der Urniere. Es scheint sich hier aber um fehlerhafte Analysen zu handel (NEEDHAM). Vor dem 4./5. e-Tag ist die Harnsäureproduktion seh gering, es sind andere Stoffe, die zu Beginn der Brutzeit in de Allantois angetroffen werden, wie z. B. Harnstoff und Kreatinin.

Die Abgabe der Funktion an den Metanephros ist bei de Vögeln möglich, denn die Geschwindigkeit seiner Entwicklun scheint auf diese Uebergabe abgestimmt zu sein: im 1. Viert ist vom Metanephros sozusagen noch nichts zu sehen; man konst tiert höchstens eine schwache Verdichtung der Gewebe, wo spät der Ureter erscheint. Im 2. Viertel sind die ersten Kanälchen, neb

Ureter. vorhanden. Sie weisen z. T. schon ein Lumen auf. Im 3. Viertel ist das Zentrum der Nachniere fertig ausgebildet, verschiedene Kanälchenabschnitte sind erkennbar und die Glomeruli sind ausdifferenziert. Die Peripherie dagegen enthält noch viel nephrogenes Gewebe, die Kanälchen sind erst in Bildung begriffen. Im Zeitpunkt dieser Ausbildung scheint der Metanephros eine teilweise Funktion übernehmen zu können; es ist dies zugleich die Zeit, wo die ersten Abbauerscheinungen sichtbar werden im Mesonephros. Im 4. Viertel ist das nephrogene Gewebe vollständig aufgebraucht; der Mesonephros ist stark in Rückbildung begriffen und übt sicher keine Nierenfunktion mehr aus.

Die hohe Differenzierung des Nephrons, die Koordination der Zu- und Abnahme des Volumens und der Anzahl der Glomeruli wie auch der Hauptstückepithelhöhe und die auf den Mesonephros abgestimmte Entwicklung des Metanephros, nebst den experimentellen Ergebnissen von BAKOUNINE, ATWELL und HANAN, HURD und SCHNEIDER lassen eine Funktionslosigkeit der Vogelurniere kaum mehr möglich erscheinen. Fraglich ist nur noch die genaue zeitliche Abgrenzung der Funktion. Besonders schwer ist ihr Beginn festzustellen: BAKOUNINE setzt ihn auf den 3. e-Tag, ATWELL und HANAN auf den 4. e-Tag, SCHNEIDER auf den 5. e-Tag. Auch HURD konnte vor dem 5. e-Tag keine Farbstoffspeicherung feststellen (alle Daten beziehen sich auf das Huhn). Nach vorliegenden Untersuchungen ist er beim Huhn auf den 6. e-Tag, beim Alpensegler ungefähr auf den 7. und bei der Amsel auf den 5. e-Tag festzusetzen, allgemein also auf den Beginn des 2. Viertels der Brutzeit; dies gilt auch für die übrigen untersuchten Arten. Diesen Zeitpunkt bestimmen wir hauptsächlich anhand der Differenzierung des Glomerulus und des Hauptstückes. Der Glomerulus weist hier schon eine deutliche Basalmembran auf mit ebenfalls gut sichtbarem Epithel und Deckzellen, die Kapillaren sind gross und enthalten viele Blutzellen. Das Hauptstück enthält alle seine charakteristischen Elemente und weist zum ersten mal Sekretzellen auf. — Ob der Mesonephros am 3. e-Tag schon funktioniert, wie dies BAKOUNINE glaubt, ist sehr fraglich; zu diesem Zeitpunkt sind noch nicht alle Kanälchen fertig ausgebildet und die schon vorhandenen sind wenig differenziert.

Die deutlichen Abbauvorgänge lassen das Funktionsende etwas genauer bestimmen. Die ersten erkennbaren Rückbildungserschei-

nungen sind das Kleinerwerden des Glomerulusvolumens und das Verschwinden der Sekretzellen. — BAKOUNINE setzt das Funktionsende auf den 16. e-Tag, v. MIHALKOVICS auf den 16./17. e-Tag, ATWELL und HANAN auf den 18./19. e-Tag, SCHNEIDER macht keine Angaben. Nach unseren Beobachtungen und Messungen ist ungefähr der 15. e-Tag beim Huhn, ungefähr der 16. beim Alpensegler und der 15. e-Tag bei der Amsel das Datum der Uebergabe der Funktion an den Metanephros. Es fällt beim Huhn also zusammen mit dem plötzlichen Grösserwerden der Nachniere und dem Absinken des Gewichtes der Urniere, wie es SCHMALHAUSEN angibt. Die Zeit der intensiven Funktion ist kurz. Sie fällt beim Huhn zwischen den 10. und 15. e-Tag, beim Alpensegler zwischen den 9. und 13. e-Tag und bei der Amsel zwischen den 7. und 10. e-Tag; das Funktionsmaximum liegt also bei allen im 3. Viertel der Brutzeit.

3. DIE DIFFERENZIERUNG DES MESONEPHROS VOM 4. E-TAG AN BIS ZU SEINER FUNKTIONSHÖHE.

a) *Das erste Viertel der Brutzeit.*

In diesem Zeitpunkt finden sich bei allen Arten die ersten Kanälchen im cranialen Teil des Mesonephros in Verbindung mit dem Urnierengang.

Die Urniere ist durch die Aorta und das Coelom begrenzt, in das sie sich nur wenig vorwölbt. Der relativ grosse Glomerulus (mittlerer Durchmesser beim Huhn 80 μ, beim Alpensegler 68 μ und bei der Amsel 75 μ) und das kurze Kanälchen sind von 3—4 grossen Bluträumen umgeben. Der Urnierengang liegt dorsal; das an ihn angrenzende Epithel der Urnierenwand ist hier verdickt. Es ist dies der Ort, wo sich später der MÜLLER'sche Gang herausdifferenziert. Der Glomerulus ist gewöhnlich am ventralen Pol der Urniere anzutreffen, in der Nachbarschaft der Aorta gelegen, mit der auch sein Gefässpol in Verbindung steht. Der Harnpol liegt dem Gefässpol gegenüber. Das Kanälchen ist 2-teilig, auf den Glomerulus folgt der Tubulus secretorius, der vom Tubulus collectivus abgelöst wird. Die Bezeichnung „Hauptstück" darf hier noch nicht angewendet werden, da dessen Charakteristika noch fehlen.

α) *Das Mälpighi'sche Körperchen.*

Die BOWMAN'sche Kapsel besteht aus dünnen Bindegewebsfasern, die sich mit AZAN rötlich anfärben, dazwischen eingestreut finden sich einzelne Bindegewebskerne.

Der Glomerulus, der schon seine rundlich-elliptische Form aufweist, wird hauptsächlich aus embryonalem Bindegewebe aufgebaut, in dem eine grössere Anzahl rundlicher Kerne liegen. Genau abgegrenzte Kapillaren sind noch nicht ausgebildet, die grossen, mit körnigem Plasma versehenen Blutzellen liegen zerstreut im Bindegewebe. Am Rand des Glomerulus sind allerdings einige Lücken im Gewebe sichtbar, die sich zu Kapillaren entwickeln. Basalmembran und Endothel sind noch nicht vorhanden; Andeutungen davon sind beim Huhn zum ersten Mal am 4. Tag, beim Alpensegler am 5. Tag zu beobachten. Am Rand treten grössere runde Kerne auf, die oft chromatinarm sind und die sich zu den Deckzellen entwickeln.

β) *Tubulus secretorius.*

Es ist derjenige Kanälchenabschnitt, der sich später zum Haüptstück entwickelt. Er nimmt ungefähr die erste Hälfte des ganzen Kanälchens ein und unterscheidet sich nur wenig von dem folgenden Tubulus collectivus. Die elliptisch geformten Kerne liegen basal, dicht gedrängt in dem hohen Epithel. Mitosen sind im ganzen Kanälchenabschnitt häufig anzutreffen. Die Zellmembranen sind nur z. T. sichtbar; gegen das Lumen wölbt sich die Zelle oft etwas vor. Die Granulierung ist einheitlich dicht, dichter als im Tubulus collectivus. Ein Bürstensaum ist noch nicht vorhanden. Das Lumen ist leer.

γ) *Tubulus collectivus.*

Dieser Abschnitt umfasst die 2. Hälfte des Kanälchens. Der Ausfuhrgang (Urnierengang), in den er mündet, zeigt histologisch dieselbe Struktur.

Im Gegensatz zum Tubulus secretorius liegen die hier rundlichen Kerne im Zentrum der Zelle. Mitosen sind seltener anzutreffen. Das einheitlich aber heller granulierte Epithel ist niedriger und hat mehr kubischen Charakter. In Bezug auf die Zellmembranen sind dieselben Verhältnisse anzutreffen wie im Tubulus secretorius. Das Lumen ist stets leer.

b) *Das zweite Viertel der Brutzeit.*

Das 2. Viertel ist charakterisiert durch die Differenzierung des Nephrons in seine Abschnitte. Das Verbindungsstück fehlt zwar noch und der Ausfuhrgang weist noch nicht seine typische Epithelform auf, die andern Abschnitte jedoch sind deutlich erkennbar und können gut voneinander abgegrenzt werden. Der Gesamtbau der Urniere ist noch ein lockerer, zwischen den Kanälchen befinden sich noch grosse Bluträume und Bindegewebe. Das Organ wölbt sich schon ziemlich massig in das Coelom vor, von dem es auf 3 Seiten begrenzt wird. Am Dorsalrand findet sich embryonales Gewebe, das sich zu Metanephroskanälchen unwandelt. Die Glomeruli sind bedeutend zahlreicher als im 1. Viertel, gewöhnlich liegen sie reihenartig in Gonadennähe.

α) *Das Malpighi'sche Körperchen.*

Sowohl die Kapsel wie auch der Glomerulus zeigen feinhistologisch die gleiche Struktur wie im 3. Viertel. Sämtliche Bestandteile, wie Bindegewebskern, Kapillaren mit Basalmembran, Endothel und Deckzellen sind vorhanden und gut ausgebildet. Sein Bau ist aber lockerer und sein Durchmesser geringer als im 3. Viertel (mittlerer Durchmesser beim Huhn 96 μ, beim Alpensegler 70 μ und bei der Amsel 92 μ). Das lockere Bindegewebe färbt sich mit Azan stark blau an, seine Kerne liegen noch nicht so dicht gedrängt. Die Kapillaren sind gross, enthalten aber noch wenig Blutzellen, die nun nicht mehr ein so grobkörniges Plasma aufweisen wie im 1. Viertel.

β) *Das Hauptstück.*

Obwohl alle charakteristischen Elemente schon vorhanden sind, so zeigt es doch noch einige primitive Züge, die gegen das Ende des 2. Viertels verschwinden: die Kerne liegen noch basal, die Zellen zeigen noch einheitlichere Form und einheitlichere Granulierung. Der Bürstensaum ist zwar vorhanden, aber er ist noch niedrig. Basal- und Lumenmembran sind deutlich, jedoch sind die seitlichen Zellmembranen oft unsichtbar. Das Lumen zeigt schon starke Waben mit Granulaeinlagerungen, auch Sekretzellen mit Blasenausstossungen sind zu beobachten.

γ) *Das Ueberleitungsstück und das Mittelstück.*

Da diese beiden Kanälchenabschnitte, die gut voneinander trennbar sind, dieselbe histologische Struktur aufweisen wie die entsprechenden im 3. Viertel, erübrigt sich hier eine weitere Beschreibung. Zu sagen ist nur, dass noch Mitosen anzutreffen sind und dass die Zellmembranen z. T. undeutlich oder gar unsichtbar sind. Die Kerne enthalten oft noch grosse Nucleolen.

δ) *Der Ausfuhrgang (Urnierengang).*

Bis ungefähr zur Mitte des 2. Viertels ist zwischen Mittelstück und Ausfuhrgang kein Unterschied vorhanden. Gegen Ende desselben Viertels beginnen sich die Zellen aufzuhellen, die Kerne rücken basalwärts. Diese Umbildung beginnt an der dem Müllerschen Gang zugewendeten Wand, die gegenüberliegende Seite zeigt oft eine Verringerung der Epithelhöhe. Später erhält dann das ganze Ausfuhrgangepithel cylindrischen Charakter.

4. Der Abbau des Mesonephros und seine Umbildung zum Nebenhoden und Nebenovar.

a) *Literaturübersicht.*

Der Mesonephros wird nach Abgabe seiner Nierenfunktion durch komplizierte Umänderungen zum Nebenhoden oder zum Nebenovar umgebaut.

Ueber den Abbau der Urniere sind nur wenige Untersuchungen gemacht worden, deren Ergebnisse nicht immer übereinstimmen. Verschiedene Autoren versuchten, im Zusammenhang mit dem Funktionsnachweis, den Zeitpunkt des beginnenden Abbaues zu bestimmen. Wie es uns scheint, sind es jedoch nur wenige Angaben, die sich auf eigene Untersuchungen stützen.

Der erste, der einen genauen Zeitpunkt angibt, ist v. Mihalkovics (1885); er glaubt, dass die Rückbildung beim Huhn am 8./9. e-Tag beginnt und bis zum 16./17. e-Tag dauert. Firket (1914, 1920), der den Abbau histologisch genauer untersuchte, setzt den Beginn desselben auf den 15. e-Tag, Lillie (1927) auf den 10./11. e-Tag, Bakounine (1895) auf den 16. e-Tag und Atwell und Hanan (1926) auf den 18./19. e-Tag. Alle anderen Angaben, die in der Literatur anzutreffen sind, stützen sich auf die Unter-

suchungen der obgenannten Autoren, besonders auf v. Mihalkovics, Bakounine und Firket. Sämtliche Untersuchungen wurden am Embryo des Huhnes gemacht, andere Arten wurden nicht betrachtet.

Was die genaue Beschreibung der Abbauvorgänge anbetrifft, so sind 4 Arbeiten zu nennen: v. Mihalkovics gibt bekannt, dass die Kanälchen am 8./9. e-Tag zu veröden beginnen, dass die Windungen nicht mehr zunehmen und der zwischen den Kanälchen gelegene Raum mit interstitiellem Bindegewebe angefüllt wird. Die Kerne färben sich stärker an. So verbleiben die Kanälchen bis zum 17. e-Tag, dann setzt eine Schrumpfung ein, die Lumina werden enger und der Kern löst sich in fettigen Detritus auf und wird ins Lumen ausgestossen; an Stelle der Kanälchen findet man dann solide Zellstränge. Vom Abbau des Glomerulus sagt er, dass die zuführenden Gefässe schrumpfen, dass er die Kapsel nicht mehr anfüllt und diese sich in Falten legt. — Winiwarter und Sainmont (1908), die am Katzenembryo den Abbau untersuchten, schildern ihn folgendermassen: die Zellen vergrössern sich unter Verlust der Granulation, es treten dafür aber grosse Pigmentkörner auf. Der Bürstensaum verschwindet, einzelne Zellen fallen ins Lumen, andere bleiben an Ort, verlieren aber das Pigment, sodass helle grosse Zellen entstehen, die einen grossen chromatinarmen Kern besitzen, zugleich verkleinert sich das Lumen. Dieser Vorgang spielt sich im ganzen Verlauf des Kanälchens ab, sodass am Schluss der ganze Kanal gleichgestaltet ist. — Eine ausführliche Arbeit über den Abbau des Mesonephros stammt von Firket, der ihn am Hühnchenembryo untersuchte. Nach ihm beginnt der Abbau am 15. e-Tag, an dem plötzlich das ganze Organ mit einem Schlag in den Rückbildungsprozess einbezogen wird. Was er vom 15.—17. e-Tag beobachtete, beschreibt er leider nicht, er sagt nur, dass die Abbauvorgänge am 18. e-Tag überhand nehmen: die Vascularisation verschwindet infolge Hypertrophie des Bindegewebes, das Lumen reduziert sich, das Epithel ist verdickt und enthält fettige Kugeln. Die Glomeruli verwelken. Den Höhepunkt der Rückbildung setzt Firket auf den 1. pe-Tag. Hier unterscheidet er 2 Kanälchensorten: 1. solche ohne Lumen, das Kanälchen wird durch das Bindegewebe zusammengedrückt und löst sich später auf. 2. solche mit Lumen, obwohl dies oft durch Zellen, die sich von Epithel losgelöst haben, zeitweise verstopft ist.

Die Glomeruli lösen sich oft von den Kanälchen los und vergrössern zugleich ihr Bindegewebsskelett. Die BOWMAN'sche Kapsel weist nun ein kubisches Epithel auf. Ungefähr am 7. pe-Tag beginnt sich der nun soweit veränderte Mesonephros je nach Geschlecht verschieden darzubieten: Bei den Männchen bleibt eine grosse Anzahl der Kanälchen in Verbindung mit dem Urnierengang (nach CHAPELLIER ist dasselbe allerdings bei den Weibchen auch zu beobachten), der Glomerulus ist voluminöser als bei den Weibchen und gewöhnlich noch in Verbindung mit dem Kanälchen. LOISEL (1902) glaubt, dass im Mesonephros aktiv Fett gespeichert wird, was schliesslich zur Degeneration des Organes führt.

b) *Das letzte Viertel der Brutzeit.*

Das letzte Viertel ist charakterisiert durch die Abbauvorgänge. Gestützt auf unsere Messungen und Beobachtungen setzen wir ihren Beginn beim Huhn auf die Zeit zwischen den 12. und 13. e-Tag, beim Alpensegler zwischen den 14. und 15. und bei der Amsel zwischen den 8. und 9. e-Tag. Er fällt bei allen Arten auf das 3. Viertel der Brutzeit, kommt aber etwas vor das Funktionsende zu liegen; das bedeutet, dass die Urniere noch kurze Zeit weiter tätig ist, nachdem schon Zeichen des Abbaues sichtbar werden. Die Abbauvorgänge sind bei allen Arten am intensivsten in den letzten paar Tagen vor und den folgenden 2—3 Tagen nach dem Schlüpfmoment. Von einem beginnenden Abbau am 8./9 e-Tag, wie dies v. MIHALKOVICS glaubt, kann keine Rede sein, es ist umgekehrt: dieser Zeitpunkt ist eher der Beginn der Funktion, der Mesonephros steht hier vor seiner höchsten Ausbildung. MIHALKOVICS untersuchte nur grobhistologisch die Entwicklung und erachtete so den 8. e-Tag, von welchem an keine neuen Kanälchen mehr gebildet werden, als das von der Urniere zu erreichende Ziel. Er beachtete nicht die feinhistologische Weiterdifferenzierung, die in der Mitte des 2. Viertels beginnt. Die Hauptabbauerscheinungen datiert v. MIHALKOVICS auch auf eine spätere Zeit.

Das erste Anzeichen des Abbaues konnten wir an der abnehmenden Grösse des Glomerulus feststellen. Während im ganzen Kanälchen histologisch noch nichts von Rückbildungserscheinungen sichtbar ist, verringert der Glomerulus sein Volumen schon um Beträchtliches, was hauptsächlich im Kleinerwerden der Kapillaren seinen Grund hat. Der beginnende Abstieg der Glomerulusvolumen-

Kurve ist für uns gleichbedeutend dem Beginn des Abbaues. Diese Verringerung des Glomerulusvolumens scheint früheren Autoren entgangen zu sein, weshalb sie den Abbaubeginn stets später festsetzen (15.—17. e-Tag). Wir bestreiten nicht, dass die Urniere am 12./13. e-Tag, ev. auch noch am 14. e-Tag (beim Huhn) noch funktionieren kann, der Glomerulus, obwohl er kleiner geworden ist, zeigt tatsächlich noch keine schwerwiegenden Veränderungen. Der starke Rückgang seines Volumens aber deutet auf eine beginnende rückläufige Bewegung, weshalb wir diesen Zeitpunkt als Abbaubeginn festsetzen. Das Funktionsende dagegen tritt etwas später ein. Es wäre also nicht so, wie FIRKET dies glaubte, dass die Urniere mit einem Schlag ihre Funktion aufgibt und der Rückbildung anheim fällt, sondern dass noch während der Funktionszeit der Abbau beginnt.

Obwohl im letzten Viertel der Brutzeit die Abbauvorgänge das Vorherrschende sind, so zeigen sich doch auch schon, was dann besonders in den ersten Tagen nach dem Schlüpfen deutlich wird, Umbauvorgänge, d. h. Veränderungen, die im Zusammenhang mit der späteren Aufgabe des Mesonephros zu verstehen sind. Deutlich ist die Umbildung einzelner Kanälchen zu den späteren Nebenhodenkanälchen zu beobachten. Die Umbildung beginnt in der Nähe des Ausfuhrganges und dehnt sich später (besonders in der pe-Zeit) glomeruluswärts aus (Abb. 16). Es bilden sich diejenigen Epithelzellen, die WINIWARTER und SAINMONT als hell, einen grossen chromatinarmen Kern enthaltend, beschreiben. Auch beobachten sie, dass diese Epithelumbildung (von ihnen als Säuberung bezeichnet) im ganzen Kanälchen vonstatten geht, dass sie aber im Terminalsegment weniger intensiv ist. Sie scheinen aber nicht gesehen zu haben, dass die Umbildung im Terminalsegment ihren Anfang nimmt, um sich erst später über das Kanälchen auszudehnen.

Es sind also schon im letzten Viertel der Brutzeit, wie dann besonders auch in der pe-Zeit, die Abbauvorgänge genau zu trennen von denen des Umbaues. Während aber hier der Abbau noch stark vorherrscht, verschiebt sich das Verhältnis nach dem Schlüpftag zu Gunsten des Umbaues.

α) *Das Malpighi'sche Körperchen (Abb. 17).*

Die BOWMAN'sche Kapsel zeigt verschiedene Zustände: bei denjenigen Kanälchen, die später mit dem Hoden in Verbindung

treten, erhält sie ein mehr oder weniger kubisches Epithel, der Glomerulus verkleinert sich in diesem Falle zusehends. Bei den andern Kanälchen, die später nicht als Samenausfuhrgänge zu funktionieren haben, wird der Glomerulus von einer sehr starken Bindegewebshülle umschlossen und das ganze Gebilde löst sich schliesslich im Gewebe auf.

Der Glomerulus zeigt, nebst der stetigen Abnahme seines Volu-

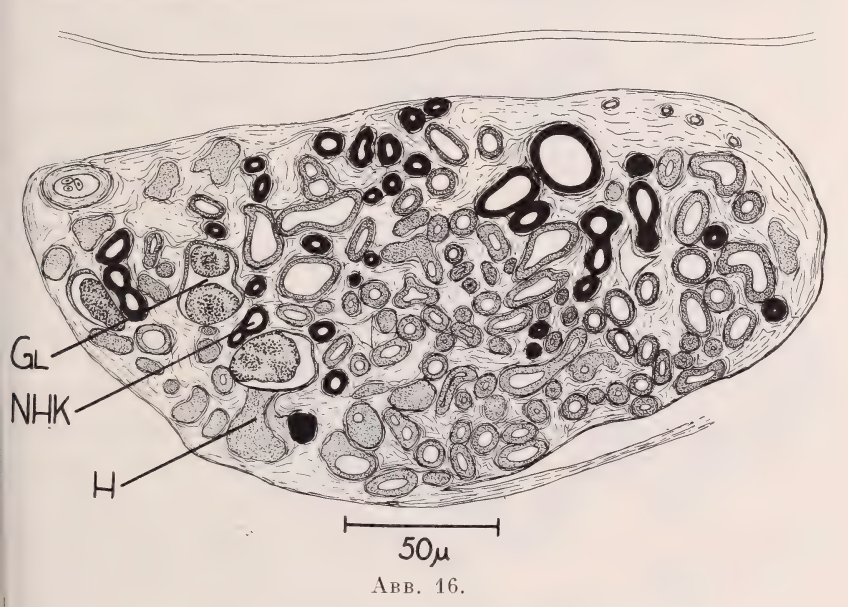


Abb. 16.

Querschnitt der Urniere am Schlupftag.
(Haematoxylin-Heidenhain-Säureorange G.).

Die Umbildung der Nierenkanälchen zum Nebenhodenkanal (NHK) beginnt in der Nähe des Ausfuhrganges und dehnt sich immer weiter glomeruluswärts aus. — Schwarz: fertig ausdifferenzierte Nebenhodenkanälchen, grau: im Abbau oder Umbau begriffene Kanälchen. — H = Hauptstück (im Abbau), GL = 2 Glomeruli in 1 Kapsel.

mens und Verringerung seiner Anzahl noch folgende Veränderungen: Durch die Abschnürung der zuführenden Gefässe verkleinern sich die Kapillaren gewaltig, gewöhnlich sind nur noch 2—3 kleinere Hohlräume sichtbar. Die Bindegewebsmasse vergrössert sich, was auch Firket beschreibt, ihre Kerne liegen dicht gedrängt. Durch das Dazukommen der früheren Endothel- und Deckzellenkerne ist ihre Zahl angestiegen. Die durch die Abschnürung gefangenen Blutzellen im Glomerulus zeigen pyknotische Kerne und ballen sich zusammen, sodass sie als grosse Klumpen erscheinen. Ein welliges Nachfolgen der Bowman'schen Kapsel, wie es v. Mihal-

KOVICS beachreibt, konnte nie gesehen werden. — Der mittlere Durchmesser des Glomerulus in der Mitte des letzten Viertels beträgt beim Huhn noch 85 μ, beim Alpensegler 68 μ und bei der Amsel 36 μ. Im Gegensatz zu den früheren Glomerulusdurchmessern, wo die grossen Kapillaren den Hauptanteil ausmachten,

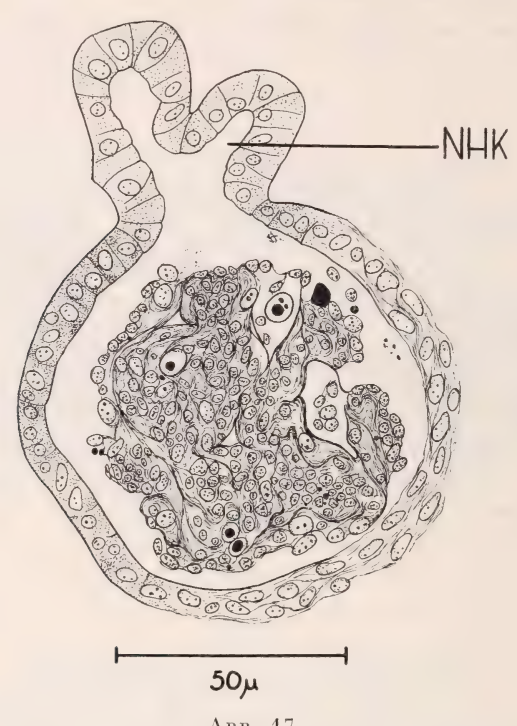


ABB. 17.

Malpighi'sches Körperchen am Schlupftag ♂.
(Haematoxylin-HEIDENHAIN-Säureorange G.).

Die BOWMAN'sche Kapsel hat sich zur Hälfte in kubisches Epithel umgebildet und nimmt die Verbindung mit dem Hoden auf. Dieser Teil zeigt schon deutliches Nebenhodenkanalepithel (NHK). Der Glomerulus ist stark bindegewebig und weist viele Kerne und Erythrocytenüberreste auf.

wird er hier nur durch die hypertrophierte Bindegewebsmasse bestritten. Basalmembran, Endothel und Deckzellen sind nicht mehr zu beobachten. — Zwei nebeneinander liegende MALPIGHI'sche Körperchen können sich miteinander verbinden, sodass Bilder zustande kommen, wie Abb. 16 zeigt: ein grosser, erweiterter Kapselraum enthält 2—3 Glomeruli. Bei denjenigen Kanälchen, die eine Verbindung mit dem Hoden aufnehmen, wächst aus der

ıun mit kubischen Epithel versehenen Kapsel ein Kanälchen aus, las typische Nebenhodenkanalstruktur zeigt (Abb. 17). Es wird päter zum proximalsten Teil des Nebenhodenkanals.

3) *Das Hauptstück.*

Dieser Abschnitt zeigt starke Veränderungen, sowohl was seine Grösse als auch seine Struktur anbelangt. Der Durchmesser verringert sich um Beträchtliches. Gewisse Hauptstücke allerdings weisen ein vergrössertes Lumen auf. Der rundliche Kern, der 3—4 grosse Nucleolen aufweist, liegt beim Huhn und Alpensegler basal, bei der Amsel im Zentrum der Zelle. Der Durchmesser beträgt bei allen 3 Arten 5 μ. Ein alleiniges Austreten des Kernes (v. Mihalkovics) wurde nie beobachtet. Die Basalmembran ist stets deutlich, die seitlichen Zellgrenzen werden oft undeutlich oder gar unsichtbar. Bei gewissen Kanälchen kann die Lumenmembran verdickt sein. Der Bürstensaum ist noch deutlich, Struktur und Grösse sind dieselben geblieben. Eine eigentümliche Veränderung zeigt der Zellkörper, der plötzlich eine scharf ausgeprägte supranucleäre Zone aufweist. Sie ist lichter granuliert als die basale Zone, welche oft grosse, rundlich geformte Pigmentkörner enthält. Sekrtezellen sind keine mehr vorhanden. — Auch im Vogelmesonephros ist das Einsinken von ganzen Zellkomplexen ins Lumen zu beobachten, wie es Winiwarter und Sainmont für die Katzenniere beschreiben. Besonders deutlich ist es bei der Amsel zu beobachteten (Abb. 18). Das Lumen füllt sich mit Zellhaufen an, wobei oft noch die Zellmembranen sichtbar bleiben. Die Kerne und das Plasma färben sich dunkler an. Winiwarter und Sainmont bezeichnen diesen Vorgang als Säuberung (im Hinblick auf die Bildung des Nebenhodenkanals), er ist aber eher zu den Abbauvorgängen zu rechnen.



Abb. 18.
Urnierenkanälchen im Abbau. (Haematoxylin-Heidenhain-Säureorange G.)

Die Umwandlung des Hauptstückepithels zum Nebenhodenkanal bietet sich anders dar: nicht ganze Zellen werden ins Lumen abgestossen, sondern nur die Pigmentkörner. Das Plasma wird heller, die supranucleäre Zone verschwindet, der Kern enthält zwar noch 3—4 grosse Nucleolen, erscheint aber sonst hell. Die Zellmembranen sind wieder deutlich sichtbar. Solche Uebergangsformen sind öfters anzutreffen und können nur durch den noch vorhandenen Bürstensaum als frühere Hauptstücke erkannt werden (Abb. 19). Bei den andern Kanälchenabschnitten ist derselbe Vorgang zu beobachten, jedoch ist hier die Zuordnung schwieriger. — Nebst den im Lumen anzutreffenden Zellkomplexen sind auch homogen erscheinende Einschlüsse vorhanden, und zwar nicht nur im Hauptstück, sondern ebenso häufig im Ueberleitungs- und Mittelstück. Sie färben sich mit den Plasmafarbstoffen einheitlich an. Ihre Entstehung konnte nicht abgeklärt werden. — Alle Kanälchen sind von einer verstärkten Bindegewebshülle umgeben. Nach FIRKET ist sie der Hauptgrund des Verschwindens des Lumens infolge ihres Druckes auf den Kanal. Die Anwesenheit einer gleich starken Hülle bei Kanälchen, die ihr Lumen noch besitzen oder gar vergrössert haben, lässt diese Deutung problematisch erscheinen.

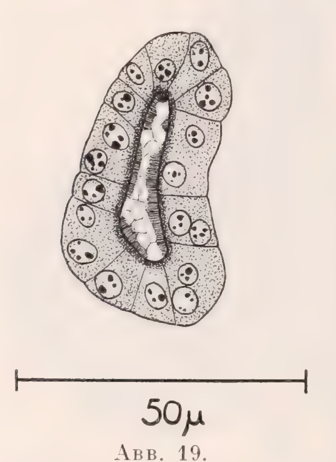


ABB. 19.
Hauptstück im Umbau zum Nebenhodenkanal. (AZAN.)

γ) *Ueberleitungsstück und Mittelstück.*

Diese beiden Abschnitte können im letzten Viertel nicht mehr eindeutig voneinander abgegrenzt werden. — Die Epithelhöhe ist dieselbe geblieben wie im 3. Viertel, die Kerne zeigen nun jedoch rundlichere Formen (Durchmesser 4 µ). Sie liegen zentral in der mit vielen Pigmentkörnern angefüllten Zelle. Die Körner können in so grosser Anzahl auftreten, dass der Kern verdeckt wird. Die Lumina sind teils leer, teils zeigen sie auch die homogene Masse wie sie im Hauptstück anzutreffen ist. Dagegen wurde das Einsinken von ganzen Zellhaufen nie beobachtet. Da diese beiden Abschnitte gegen den Schlüpftag hin immer spärlicher anzutreffen sind, das

Bindegewebe dagegen sich ständig vermehrt, ist anzunehmen, dass sie schon früh und schneller im umliegenden Gewebe aufgehen als z. B. das Hauptstück. Natürlich hat man von denjenigen Kanälchen abzusehen, die am Umbildungsprozess teilnehmen.

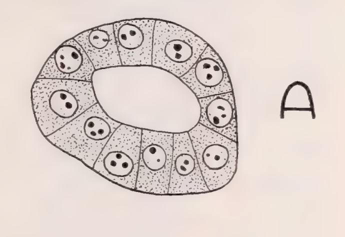
δ) *Das Verbindungsstück.*

Die Lebensdauer des Verbindungsstückes ist kurz. Es wird sehr spät angelegt und wird kurz nach seiner Ausdifferenzierung als erster Abschnitt zum Nebenhodenkanal umgebaut.

ε) *Der Ausfuhrgang.*

Er behält zuerst noch seine alte Epithelform bei, übernimmt dann später die Epithelstruktur des Nebenhodenkanals und wird so zum Vas deferens. Vom Nebenhodenkanal ist er stets unterscheidbar durch seine Lage, sein grösseres Lumen und seine stärkere Bindegewebshülle.

ζ) *Der Nebenhodenkanal* (Abb. 20).



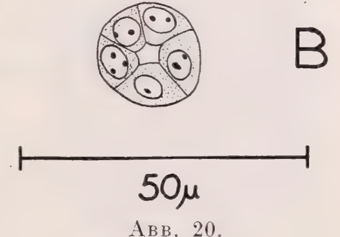


Abb. 20.
Nebenhodenkanal.
(Haematoxylin-Heidenhain-Säureorange G.)
A: auf dem Stadium der Umbildung, B: Fertig ausdifferenziert.

Sein frühestes Auftreten fällt beim Huhn auf den 19., beim Alpensegler auf den 17. und bei der Amsel auf den 11. e-Tag. Es sind an diesen Tagen jedoch nur wenige Kanälchenquerschnitte in der Gegend des Ausfuhrganges anzutreffen. Später ist sein Vordringen gegen die gegenüberliegende Gonade deutlich zu beobachten. — Das kubische Epithel ist charakterisiert durch die stark hervortretenden Zellmembranen und die sehr wenig dichte Granuation. Der grosse, runde, chromatinarme Kern, der mitten in der Zelle liegt und sie oft fast ausfüllt, hat einen mittleren Durchnesser von 6 μ. Die mittlere Epithelhöhe beträgt 10 μ. Das Lumen ist sehr klein, oft überhaupt fehlend. Einschlüsse in der Zelle sind nicht anzutreffen.

c) *Der Umbau und der Abbau bis zum Adultstadium.*

Frühere Untersuchungen, die das Schicksal des Mesonephroskanälchens bis zum adulten Nebenhoden oder Nebenovar verfolgen, fehlen. Der einzige, der den Umbau der Urniere auch in die pe-Zeit hinein verfolgte, ist FIRKET (1914, 1920). KUMMERLÖWE (1930) versucht den embryonalen wie auch den postembryonalen Mesonephros mit der Einteilung von CHAPELLIER (1911) zu analysieren, was aber unmöglich ist. Die Ergebnisse FIRKET's wurden im vorhergehenden Abschnitt dargelegt.

Während in der Embryonalzeit die Gonaden als Anhangsgebilde der Urniere zu betrachten sind, verschiebt sich postembryonal das Grössenverhältnis zu Gunsten der Gonade. Hoden und Ovar nehmen beträchtlich an Grösse zu. Beim erwachsenen, nicht brünstigen Tier, erscheint der Nebenhoden und noch mehr das Nebenovar in einen Querschnitt nur als ein kleiner, mit einigen Kanälchen besetzter Fleck, der zwischen Gonade und Niere liegt. Während der geschlechtlich aktiven Zeit dagegen vergrössert sich der Nebenhoden gewaltig und zeigt eine völlig andere histologische Struktur.

Die Glomeruli (die hier nur noch aus einer kompakten Bindegewebsmasse bestehen) bleiben nach dem Schlüpftag bei beiden Geschlechtern noch längere Zeit bestehen. Beim Weibchen werden sie etwas früher zurückgebildet. Die Zahl der durch eine Bindegewebshülle abgekapselten Glomeruli nimmt zu. Feinere Strukturen sind nicht mehr zu beobachten, hie und da liegen grosse Pigmentkörner in der Bindegewebsmasse zerstreut. Die übrigen, nicht abgekapselten Glomeruli (denjenigen Kanälchen zugehörend, die zu Nebenhodenkanälchen umgebaut wurden) sind von einer Kapsel umgeben, die nun durchwegs von einem kubischen Epithel gebildet wird. Die Zellen weisen deutliche Membranen auf. Das Epithel gleicht sich immer mehr dem Nebenhodenkanal-Epithel an und die Glomerulusmasse verschwindet allmählich.

Von den im embryonalen Mesonephros vorhandenen Kanälchen wird nur ein kleiner Teil zu Nebenhodenkanälchen, die übrigen zerfallen und werden aufgelöst. Es sind die Glomeruli der letzteren, die der Abkapselung anheimfallen. In den ersten pe-Tagen ist oft noch ein kleiner Teil der verschwindenden Kanälchen verfolgbar; sie sind aber schon am 3. pe-Tag schwer auffindbar

vas auch v. MIHALKOVICS betont. Abb. 21 zeigt einen Teil eines früheren Hauptstückes, das nur durch seine Vorbindung mit dem MALPIGHI'schen Körperchen noch als solches erkannt werden konnte. Es zeigt deutlich das Verschwinden des Lumens, das nur noch ganz schwach sichtbar ist und eine Einlagerung von einem stark färbbaren Stoff aufweist. Die Zellwände lösen sich auf, n der Zelle werden Granula abgelagert. Die Kerne, die grosse Nucleolen enthalten, färben sich mit Hämatoxylin oft ganz dunkel an. — Bei der Amsel können noch am 3. pe-Tag Kanälchen gesehen werden, die man den früheren Ueberleitungs- oder Mittelstücken zurechnen kann. Sie weisen auch starke Einlagerungen von Körnern verschiedener Grösse auf.



ABB. 21.
Hauptstück im Abbau (2. pe-Tag).
(Haematoxylin-HEIDENHAIN-Säureorange G.)

Allgemein kann man sagen, dass sämtliche Bestandteile, die nicht in den Dienst des Geschlechtsapparates treten, rapid zurückgebildet werden. Das Bindegewebe nimmt stark an Masse zu. Die zukünftigen Nebenhodenkanälchen, die alle von starken Bindegewebhüllen umschlossen sind, beherrschen nun das Organ. Oft sind sie eng aneinander gepresst und weisen noch kein Lumen auf.

Der Abbau und der Umbau erfolgt bei beiden Geschlechtern auf dieselbe Art. Ein Unterschied besteht nur darin, dass beim Weibchen die Zahl der umgebildeten Kanälchen (homolog den Nebenhodenkanälchen) geringer ist und dass sie keine Verbindung mit der Gonade eingehen.

Während in den ersten pe-Tägen der Nebenhodenkanal in der ganzen Ausdehnung die gleiche histologische Struktur zeigt, bildet er sich später (beim Huhn ungefähr vom 12. pe-Tag an) in der Nähe der Gonade um: die runden, grossen Kerne nehmen unter Ein-

dunklung längliche Form an und lagern sich dichter. Oft sind diese Kanälchenabschnitte, die den späteren Vasa efferentia entsprechen, in eine vom andern Nebenhodengewebe etwas abgetrennte Bindegewebszone eingelagert (Abb. 22). Beim Männchen setzen sie sich gonadenwärts fort bis in die Tunica albuginea des Hodens um sich dann schliesslich mit den Hodenkanälchen zu verbinden. Eine

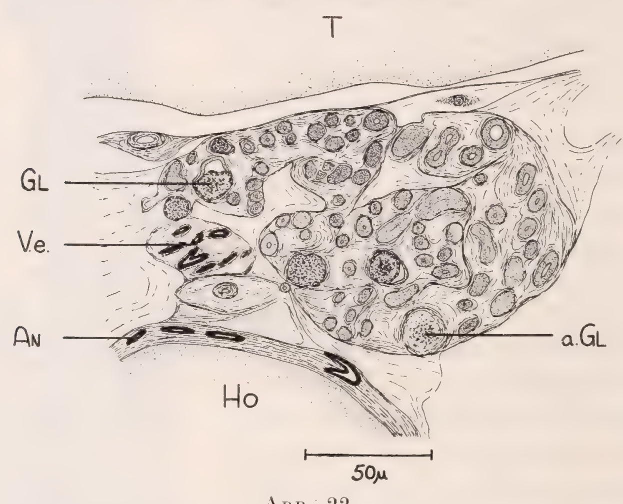


ABB. 22.

Nebenhodenquerschnitt, 18. pe-Tag. (Huhn.)
(Haematoxylin-HEIDENHAIN-Säureorange G.)

Der Nebenhoden liegt zwischen dem Metanephros (T) und dem Hoden (Ho). GL = Glomerulus eines Kanälchens, das sich zu einem Nebenhodenkanal umbaut, a. GL = von Bindegewebe abgekapselter Glomerulus. V. e. = Vasa efferentia, in einer eigenen Bindegewebshülle eingebettet, An = Antrum testis.

weitere Unterteilung in Tubuli recti und Antrum testis ist auf diesem Stadium noch nicht möglich, da die histologischen Strukturen dieselben sind. Die auch im weiblichen Geschlecht auftretenden Kanälchen unterscheiden sich von denjenigen der Männchen nur dadurch, dass sie keine Verbindung mit dem Ovar eingehen und in geringerer Anzahl vertreten sind.

d) *Zusammenfassung.*

Das letzte Viertel der Brutzeit und die nachfolgende pe-Zei ist charakterisiert durch die Abbau- und Umbauvorgänge; i letzten Viertel ist der Abbau das Vorherrschende, während in de pe-Zeit die Umbildung der früheren Mesonephroskanälchen z den Nebenhodenkanälchen überhand nimmt.

Die Rückbildung äussert sich zuerst im Kleinerwerden des Glomerulus, was beim Huhn auf den 12./13., beim Alpensegler auf den 14./15. und bei der Amsel auf den 8./9. e-Tag fällt. — Diejenigen Kanälchen, die in den Dienst des Geschlechtsapparates treten, bilden sich zu den Nebenhodenkanälchen um. Die Umbildung beginnt in der Nähe des Ausfuhrganges und dehnt sich später glomeruluswärts aus. Es bildet sich ein granulaarmes Epithel mit grossen, chromatinarmen Kernen und deutlichen Zellmembranen. Die BOWMAN'sche Kapsel erhält ein kubisches Epithel und wächst beim Männchen gonadenwärts aus, um die Verbindung mit dem Hoden aufzunehmen. Der Glomerulus zerfällt allmählich.

Die übrigen Kanälchen zerfallen und gehen im Bindegewebe auf. Der Abbau, der besonders am Hauptstück deutlich zu beobachten ist, äussert sich folgendermassen: ganze Zellhaufen fallen ins Lumen, überall treten grosse Pigmentkörner auf, das Lumen verkleinert sich stark und die Kerne färben sich oft ganz dunkel an. Der Glomerulus wird von starken Bindegewebszügen umschlossen und später aufgelöst.

Die Abbau- und die Umbauvorgänge erfolgen bei beiden Geschlechtern auf dieselbe Art. Ein Unterschied besteht nur darin, dass beim Weibchen keine Verbindung mit der Gonade aufgenommen wird und dass die umgebildeten Kanälchen (homolog den Nebenhodenkanälchen) weniger zahlreich sind.

In den späteren pe-Tagen erfolgt in Gonadennähe die Bildung der späteren Vasa efferentia. — Der Abbau scheint rein autolytisch vor sich zu gehen, indem die einzelnen Bestandteile nach Vollendung ihrer Funktion in sich zusammenfallen. Phagocyten wurden nicht beobachtet.

5. DER NEBENHODEN UND DAS NEBENOVAR DES ERWACHSENEN TIERES.

a) *Literaturübersicht.*

Im Gegensatz zu den Säugern wurden die Anhangsgebilde der Gonaden bei den Vögeln wenig untersucht. Es sind nur zwei Arbeiten zu nennen:

Die histologischen Angaben von CHAPELLIER (1911), der die

Reste des WOLFF'schen Körpers bei Fringilliden untersuchte, sind gering. Er unterscheidet 3 Kanälchensorten:

1. Kanälchen mit gedrängten dunklen Kernen, die grosse dicke Nucleolen enthalten.
2. Kanälchen mit mehr auseinanderliegenden Kernen, die chromatinarm sind und hell erscheinen.
3. Kanälchen mit birnenartig verlängerten Kernen.

Diese 3 Kanälchensorten sind sowohl beim Männchen wie beim Weibchen anzutreffen, nur dass bei letzterem das Lumen kleiner ist.

ALVERDES (1924) analysierte dann zum ersten Mal genau den Nebenhoden des Haussperlings. Es fand im Brunstnebenhoden ein dem Rete testis der Säuger analoges Gebilde, das hier aber lakunenartig erweitert ist. Er beschreibt es als ein System von Hohlräumen, die untereinander in Verbindung stehen und nennt es Antrum testis. Es ist von sehr niedrigem Epithel (6—7 μ Höhe) ausgebildet. Die elliptisch geformten Kerne messen durchschnittlich 6—8 μ. Die Mündungsstellen der Tubuli recti sind im Antrum wahllos zerstreut. Die Vasa efferentia (Epithelhöhe 8—12 μ) nehmen einen trichterartigen Ursprung aus dem Antrum und münden während seiner ganzen Länge in den Ductus epididymidis. Sein Epithel misst 15—20 μ und zeigt eine starke Ausstossung von Sekretblasen, die vor der Abgabe ins Lumen von Stereocilien umhüllt werden. Auch im anschliessenden Vas deferens (Epithelhöhe 40 μ) beobachtet er noch Sekretionserscheinungen. — Im ganzen Nebenhoden fand ALVERDES keine Spermien, er erachtet den Hoden selbst als Speicherungsort.

b) *Eigene Beobachtungen.*

α) *Das Nebenovar.*

CHAPELLIER sagt, dass das Nebenovar in der geschlechtlich aktiven Zeit kein Wachstum zeigt. Uns fehlte leider das Material, dies eingehend nachzuprüfen. Eigenartig ist nur, dass das von uns untersuchte erwachsene Huhn ein grösseres Nebenovar aufwies als die ältesten untersuchten pe-Stadien (27. pe-Tag). Es wäre also möglich, dass das Nebenovar doch einen ähnlichen Wachstumszyklus mitmacht wie der Nebenhoden, denn neben der grösseren

Ausbildung wies das Adultnebenovar auch mehr Kanälchen mit Lumen auf als dasjenige der Jungvögel.

Das Nebenovar, das zwischen dem grossen Ovar und der linken Niere eingepresst liegt (das rechte Nebenovar wird im Verlauf der pe-Entwicklung zurückgebildet) weist in seinem grössten Querschnitt beim Huhn ungefähr 10 Kanälchen auf, die den gleichen Bau zeigen wie diejenigen des Nebenhodens. Dem Ovar zugewendet liegen die den Vasa efferentia homologen Kanälchen. Eine Verbindung mit dem Ovar, wie dies CHAPELLIER abbildet, konnte aber nie gefunden werden. — Sehr klein, nur ungefähr 2—6 lumenlose Kanälchen enthaltend, ist das Nebenovar der Amsel in der Ruheperiode. 1—2 Kanälchen sind wiederum homolog den Nebenhodenkanälchen, während die übrigen histologisch mit den Vasa efferentia übereinstimmen. — Beim adulten Mauersegler, der an Stelle des Alpenseglers untersucht wurde, weist das Nebenover 3—4 Kanälchen auf, die wiederum den Nebenhodenkanälchen gleichgestellt werden müssen.

Bei der Amsel und dem Mauersegler fehlten uns weibliche Tiere während ihrer geschlechtlich aktiven Zeit.

β) *Der Nebenhoden.*

A. In der Ruheperiode. — In der Ruheperiode zeigt er ungefähr dieselbe Struktur wie während der Jugendperiode (Abb. 22), nur dass die Abbau- und Umbauvorgänge beendet sind und sein Ausmass sich noch etwas reduziert hat. Es können der Nebenhodenkanal, die Vasa efferentia und Teile des Antrums unterschieden werden. Die Tubuli recti sind im Ruhestadium sehr lang und können oft weit in den Hoden hinein verfolgt werden. Der Nebenhodenkanal (Ductus epididymidis) zeigt seine frühere typische Epithelstruktur, granulaarme Zellen mit hellem grossen Kern, die Vasa efferentia weisen dicht gelagerte, dunkle Kerne auf. Das Antrum ist in der Ruhezeit sehr verändert, gewöhnlich kann man es nur durch seine Lage von den Vasa efferentia unterscheiden, es hat hier ein kubisches Epithel mit dicht gedrängten Kernen. Sämtliche Kanälchen sind lumenlos.

Von den 3 Kanälchensorten CHAPELLIER's lassen sich nur 2 einordnen: seine zweite Form (s. Seite 302) entspricht dem Nebenhodenkanal, die erste passt einigermassen auf die Vasa efferentia und das Antrum, während die 3. Form nirgends gefunden wurde,

abgesehen bei Jungvögeln, bei denen der Nebenhoden noch Abbauvorgänge aufwies. Auch im Brunstnebenhoden kann seine Kanälcheneinteilung nicht angewendet werden.

B. Der Brunstnebenhoden. — Als Untersuchungsobjekt diente ein Mauersegler und ein Hahn. Letzterer zeigte trotz seiner Jugendlichkeit (Alter ca. 4 Monate) in seinem

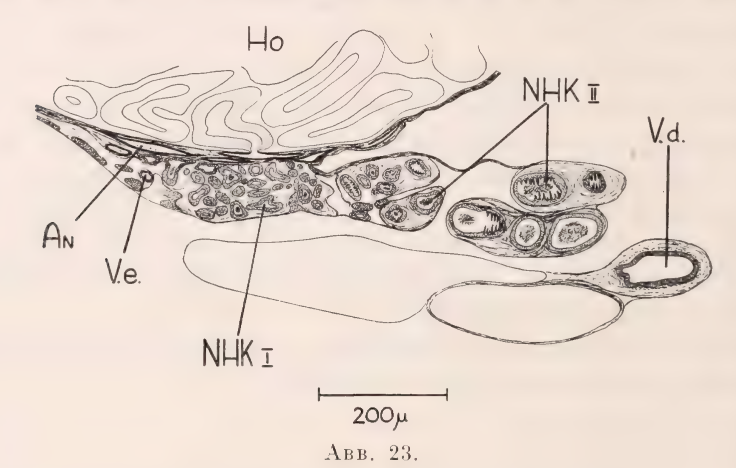


Abb. 23.

Querschnitt durch den Nebenhoden des Mauerseglers.
(Haematoxylin-Heidenhain-Säureorange G.)

Die Tubuli des Hodens (Ho) münden ins Antrum (An), von welchem die Vasa efferentia (V. e.) ihren Ursprung nehmen. Letztere leiten über zum Nebenhodenkanal (NHK), welcher in den Vas deferens (V. d.) mündet. — NHKI = Nebenhodenkanal oberer Teil, der Sekretionserscheinungen zeigt, NHK II = Nebenhodenkanal unterer Teil, dessen Epithel „Faltungen" aufweist. Spermienansammlungen sind im ganzen Nebenhodenkanal (I und II) zu beobachten.

Nebenhoden ähnliche Strukturen wie der adulte Mauersegler, nur dass die Spermienproduktion noch nicht eingesetzt hatte.

Der Nebenhoden ist in der geschlechtlich aktiven Zeit schon makroskopisch als ein länglich geformtes Gebilde sichtbar.

In seinem mikroskopischen Bau stimmt er im grossen und ganzen mit demjenigen des Haussperlings überein (Abb. 23). Längs des Hodens, in der Tunica albuginea gelegen, dehnt sich das Antrum (Abb. 24) aus mit dem sehr flachen, lumen- wie basalwärts gut abgegrenzten Epithel. Es ist etwas niedriger als dasjenige des Sperlings die mittlere Höhe beträgt 5 μ. Die Abgrenzung der einzelnen Zellen ist unsichtbar. Die elliptisch geformten Kerne, die 1 Nucleolus enthalten und eine Grösse von 5 μ × 7 μ aufweisen, liegen hinterein

ander angeordnet im Epithel. Dieses ist durchgehend einheitlich granuliert.

Aehnlich wie beim Sperling verhalten sich auch die Tubuli recti, deren Mündungen wahllos über die gesamte Peripherie des Hodens verteilt sind. Sie sind etwas weniger lang als beim Sperling.

Der grosse trichterförmige Ursprung des Vas efferens aus dem

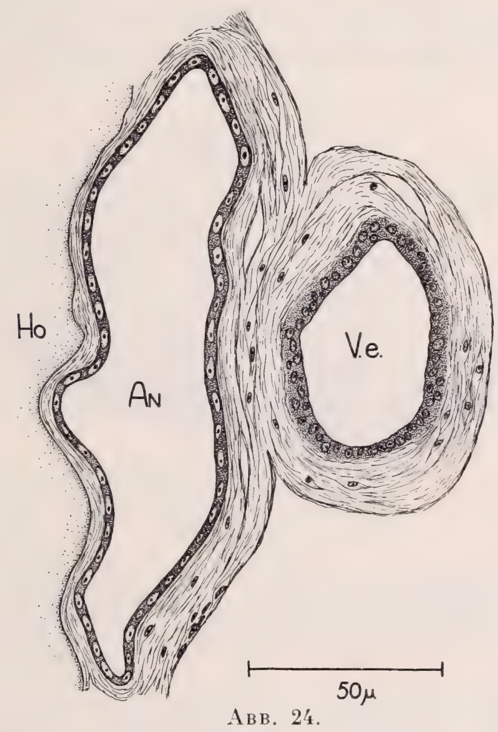


Abb. 24.

(Haematoxylin-Heidenhain-Säureorange G.)

An = Antrum, V. e. = Vas efferens, Ho = Hoden

Antrum, wie ihn Alverdes beschreibt, ist aber beim Mauersegler nicht vorhanden. Der Uebergang vollzieht sich durch ein Schmalerwerden des Antrums bis zu einem Durchmesser, der dem der Vasa efferentia gleichkommt, an welcher Stelle dann die Epithelform plötzlich wechselt (Abb. 23). Das Epithel nimmt an Höhe zu (6—7 μ mittlere Höhe), der Kern wird rundlicher, z. T. sogar eckigunregelmässig (mittlerer Kerndurchmesser 4 μ). Die etwas grösseren Nucleolen treten stärker hervor. Die Kerne sind unregel-

mässig im Epithel angeordnet (Abb. 24). Die Zellgrenzen sind unsichtbar, die Lumenmembran ist unregelmässig geformt. An der Basis ist die Abgrenzung sehr undeutlich, es ist ein langsames Uebergehen in die umgebende Bindegewebsschicht zu konstatieren. Die Lumenweite beträgt 10—20 μ.

Nach einem kurzen, schwach gewundenen Lauf folgt der Uebergang in den Ductus epididymidis. Er kann in einen proximalen, stark gewundenen, mit kleinerem Lumen und in einen distalen Teil gegliedert werden, der dem Vas deferens nahe liegt und ein grösseres

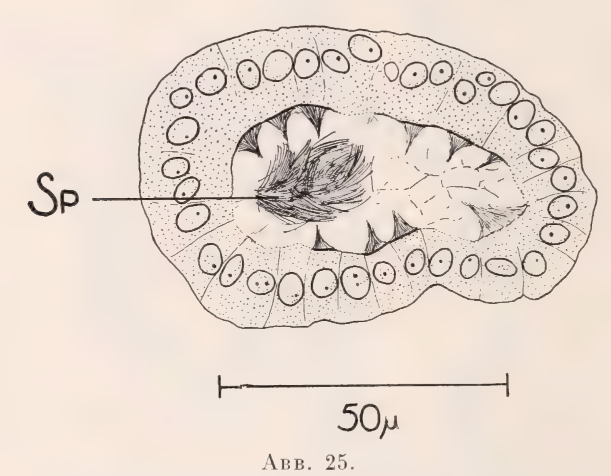


Abb. 25.
(Haematoxylin-Heidenhain-Säureorange G.).
Nebenhodenkanal, oberer Teil (NHK I), Sp = Spermienballen.

Lumen aufweist. Sein Epithel zeigt „Faltungen" (Abb. 23). Der Uebergang vom Vas efferens her ist gut gekennzeichnet; die hellen, einheitlich granulierten Zellen sind undeutlich voneinander abgegrenzt. Die Basalmembran ist stark ausgebildet, die Lumenmembran dagegen ist wieder undeutlich (Abb. 25). Die Cilien sind büschelartig angeordnet und an der Spitze zusammengeklebt. Im oberen, proximalen Teil des Kanals konnten keine Blasenausstossungen beobachtet werden, im Lumen waren auch keine Sekretkugeln anzutreffen, nur eine hie und da auftretende schwache Wabenstruktur. Die Kerne sind rundlich oder elliptisch und enthalten nur 1 kleinen Nucleolus. Der mittlere Kerndurchmesser beträgt 6 μ, die mittlere Epithelhöhe 22 μ und der Lumendurchmesser beträgt rund 20 μ. Im 2. Teil des Ductus epididymidis

tritt, neben dem Grösserwerden des Lumens, eine starke Epithelveränderung auf, so dass man fast von einem neuen Kanalabschnitt sprechen könnte. Es treten starke „Faltungen" auf, die durch dicht gelagerte, stark granulierte und ins Lumen vorspringende Zellen gebildet werden (Abb. 26). Die zwischen den „Falten" gelegenen Zellen zeigen dieselbe Struktur wie diejenigen im obern Teil des Nebenhodenganges, nur haben sie eine cylindrische Form angenommen und weisen deutlichere Membranen auf. Gegen das Lumen sind sie kuppenartg vorgebuchtet. Die ins Lumen vor-

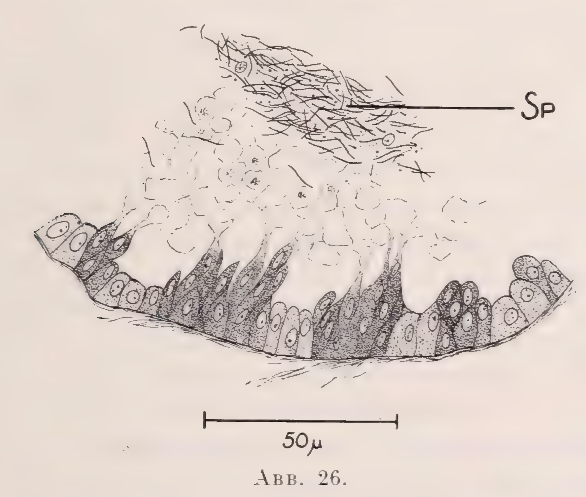


Abb. 26.
(Haematoxylin-Heidenhain-Säureorange G.).
Nebenhodenkanal, unterer Teil (NHK II), Sp = Spermien, vermischt mit Sekreten.

springenden dunklen Zellkomplexe werden durch cylindrische bis stark spindelförmige Zellen aufgebaut, die eng aneinander gepresst sind. Der Kern ist auch abgeflacht. Gegen das Lumen öffnen sie sich unter Abgabe einer Blase und Zellgranula. Man kann von einer Aehnlichkeit mit den Sekretzellen des Hauptstückes der Urniere sprechen, was auch Nemiloff (1926) betont. Das Lumen ist angefüllt mit abgestossenen Blasen, die immer noch die Granula enthalten. Auch abgestossenes Kernmaterial ist anzutreffen. Der mittlere Durchmesser dieses Abschnittes beträgt 50 μ.

Dieser 2. Abschnitt führt schliesslich in das Vas deferens über unter weiterer Vergrösserung des Lumens (100—150 μ). Die Epithelhöhe bleibt sich ungefähr gleich. es ist cylindrisch gestaltet

und einheitlich granuliert und sitzt einer nur undeutlich sichtbaren Basalmembran auf. Die Abgrenzung gegen das Lumen verläuft gerade. Die Kerne zeigen dieselbe Struktur wie im Nebenhodengang. Sekretionserscheinungen konnten nicht gesehen werden, es dient offenbar nur als Ausfuhrgang.

Wenn sich auch der Nebenhoden des Mauerseglers in seinem Aufbau prinzipiell gleich verhält wie der des Haussperlings (ALVERDES), so sind dennoch einige Unterschiede vorhanden: ALVERDES sagt, dass er in keinem der eben geschilderten Abschnitte Spermienansammlungen gefunden habe und schliesst daraus, dass bei den Vögeln, sicher beim Sperling, der Hoden selbst als Speicherungsort der Spermien diene. Der von uns untersuchte Mauersegler jedoch zeigte starke Spermienzusammenballungen im Nebenhoden, hauptsächlich im unteren Teil des Ductus epididymidis, aber auch im obern Teil wie im Vas efferens sind Ansammlungen zu sehen. Im Antrum und im Vas deverens fehlen sie. — Ferner beschreibt ALVERDES Sekretionserscheinungen im Vas efferens, Ductus epididymidis und sogar im Vas deferens. Im Nebenhoden des Mauerseglers zeigt nur der untere Teil des Ductus epididymidis Sekretionsercheinungen.

c) *Zusammenfassung.*

Das Nebenovar ist bei allen 3 untersuchten Arten in der geschlechtlichen Ruhezeit sehr klein. Es umfasst nur einige wenige Kanälchen, die alle lumenlos sind. In ihrer histologischen Ausbildung stimmen sie mit dem Ductus epididymidis und den Vasa efferentia überein.

Der Ruhenebenhoden des adulten Tieres zeigt im Prinzip dieselbe Struktur wie der der Jungvögel, d. h. die Kanälchen sind lumenlos und durch starke Bindegewebszüge voneinander abgegrenzt. Unterscheidbar sind Vas deferens und Ductus epididymidis, die Vasa efferentia und das Antrum können nur durch ihre verschiedene Lage unterschieden werden.

Der Brunstnebenhoden des Mauerseglers zeigt gegenüber dem des Haussperlings keinen prinzipiellen Unterschied. Hier wie dort münden die Tubuli recti in das Antrum, das durch sein sehr flaches Epithel gekennzeichnet ist. Die Vasa efferentia beginnen beim Mauersegler nicht trichterförmig im Antrum. Sie sind kurz und gewunden und leiten zum Ductus epididymidis über. An ihm kann

man 2 Teile unterscheiden: einen oberen, der mit einem einheitlichen Epithel ausgestattet ist und nur einen kleinen Durchmesser aufweist und in einen unteren mit grossem Lumen, dessen Epithel Sekretzellen zeigt. Es ist dies der einzige Abschnitt, in dem eine Sekretion beobachtet wurde. Er führt schliesslich ins Vas deferens über, dessen Epithel wieder einheitlich gestaltet ist. Spermienansammlungen konnten, im Gegensatz zum Sperling, im Vas efferens und im Ductus epididymidis angetroffen werden.

DISKUSSION DER ERGEBNISSE

Das Hauptuntersuchungsobjekt der vorliegenden Arbeit ist die Urniere. Sie tritt bei allen Arten, gleich welcher systematischer Stellung oder Lebensweise, in der gleichen Form und in der relativ gleichen Zeit auf. In der embryonalen Nierenausbildung ist auch kein Unterschied vorhanden zwischen dem äusserlich wie innerlich sich sonst so verschieden darbietenden Nesthocker- und Nestflüchtertypus. Die Abgestimmtheit der gesamten Urnierenausbildung auf die Brutdauer äussert sich besonders in ihrem histologischen Bau, wo Abweichungen nur gering sind, die z. T. ihren Grund wohl auch in der unvermeidlichen Ungenauigkeit der Embryonendatierung haben. Die zeitliche Entsprechung der Entwicklungsphasen der Urnierenausbildung bei allen Arten beweist, dass dieses Organ für die Embryonalzeit lebensnotwendig ist. Es kann sich in seinem Aufbau und seiner Entwicklung keine Abweichungen gestatten, es passt sich der Brutzeit an. — Die Eigenart der Nierenfunktion der Vögel geht deutlich aus einem Vergleich mit den Säugetieren hervor. Hier zeigt sich, dass die embryonale Niere sich in ihrer Ausbildung und ihrem zeitlichen Auftreten wandeln kann, sobald ein anderes Organ, die Placenta, die excretorische Funktion ganz oder teilweise übernimmt. So kommt es, dass Säuger verschiedener systematischer Stellung und Lebensweise in ihrer Urnierenausbildung stark variieren, je nach Ausbildung der Placenta. PORTMANN kommt sogar an Hand der Mesonephrosausbildung (und Allantois- und Nabelblasengrösse) zu einer Gliederung der Eutherien. Ein gleiches Vorgehen wäre bei

den Vögeln unmöglich. Bei den Säugern zeigt sich auch, dass mit der Urnierenausbildung die Allantoisausbildung parallel geht, bei stark entwickeltem Mesonephros beobachten wir auch eine grosse Allantois und umgekehrt. Diese Korrelation ist auch bei den Vögeln vorhanden: die Allantois ist stets stark entwickelt, der Mesonephros zeigt immer einen hoch differenzierten Bau und eine gleichmässig verlaufende Entwicklung und Rückbildung. Diese Konstanz steht bei den Vögeln im Zusammenhang mit der Ausbildung terrestrischer Eier.

Bei allen Arten fällt der Höhepunkt der Urnierenentwicklung in das 3. Viertel der Brutzeit, das zugleich die Zeit der intensivsten Funktion ist. Die darauffolgende Rückbildung wird physiologisch kompensiert durch den von diesem Zeitpunkt an wohl ausgebildeten Metanephros. Es ist also vorgesorgt, dass kein Stillstand in der excretorischen Funktion auftritt. — Während in der histologischen Ausbildung zeitlich sozusagen keine Abweichungen zu konstatieren sind, zeigt sich bei der äusserlichen morphologischen Betrachtung der Urniere eine kleine Verzögerung der Entwicklung beim Huhn gegenüber der Amsel. Der Alpensegler nimmt dabei eine Mittelstellung ein. Es ist möglich, dass es sich hier um eine Anpassung an die verschiedene Brutzeit der 3 Arten handelt, d. h., dass z. B. die Amsel mit ihrer sehr kurzen Brutzeit verglichen mit dem Huhn auch in der Nierenausbildung ein beschleunigteres Wachstum zeigt. Die histologische Struktur dagegen ist bei allen Arten dieselbe und ihre Entwicklung auf die Brutdauer abgestimmt. Diese Abgestimmtheit lässt die Annahme, dass es sich hier nur um ein rudimentäres Organ handle, unwahrscheinlich erscheinen. Die Funktionstüchtigkeit der Vogelurniere wurde durch die experimentellen Arbeiten früherer Autoren ziemlich eindeutig bewiesen. Unsere Glomerulus- und Hauptstückmessungen bekräftigen diese Ergebnisse. Sie zeigen eine geregelte Zu- und Abnahme dieser wichtigen Nierenteile. Auch die gesamthistologische Ausbildung des Urnierennephrons, das eine hohe Differenzierung aufweist und mit demjenigen der definitiven Nieren verglichen werden kann, spricht für die Wichtigkeit dieses Organes. Ebenso sprechen die bei allen Arten zur relativ gleichen Zeit auftretenden und wieder verschwindenden Veränderungen (Sekretzellen) im Epithel des Hauptstückes für die Funktionstüchtigkeit. Es ist ganz unwahrscheinlich, dass ein nur rudimentär auftretendes

Organ eine solche, immer gleich sich darbietende Struktur aufweisen würde.

Das Urnierennephron zeigt, nebst einem hochdifferenzierten Glomerulus, eine histologisch gut abgrenzbare Einteilung in 4 weitere Abschnitte (Hauptstück, Ueberleitungsstück, Mittelstück und Verbindungsstück). In ihrer histologischen Struktur entfernen sie sich oft ziemlich weit von den entsprechenden Abschnitten des Vogelmetanephros, gewisse Teile zeigen mehr Aehnlichkeit mit dem Nephron der Amphibien und Reptilien, besonders aber auch was die Gesamtanordnung anbetriffet. Sie sind weniger gewunden als in der Nachniere, den Haftpunkt des Kanälchens übernimmt in der Urniere das Mittelstück, in der Nachniere das Überleitungsstück. Es scheint sich hier eine gewisse Verwandtschaft mit der Niere der tieferstehenden Tierklassen zu zeigen, die ja auch Urnieren sind. Gewisse Strukturen im Hauptstückepithel lassen es auch möglich erscheinen, dass die Funktion der Urniere sich etwas anders gestaltet als die der Nachniere.

Nicht nur die Entwicklung und die Funktionsdauer der Urniere passt sich der Brutdauer an, sondern auch der Abbau und der Umbau zum Nebenhoden bezw. Nebenovar verläuft mit der langen oder kurzen Juvenilzeit koordiniert. So sind Ueberreste der Urniere, die nicht in den Dienst des Geschlechtsapparates treten, beim Huhn (absolut betrachtet) länger anzutreffen als bei der Amsel.

In der Ausbildung des Nebenhodens können Verschiedenheiten auftreten, die eventuell durch die bei den verschiedenen Arten voneinander abweichenden Lebensweise bedingt sind. Besonders auffällig ist die starke Spermienansammlung im Nebenhoden des Mauerseglers. Er dient hier vielleicht als Samenspeicher, im Gegensatz zum Haussperling, der im ganzen Kanalsystem des Nebenhodens keine Spermien aufweist (Alverdes). Dieser Unterschied könnte mit der sehr verschiedenen Lebensweise der beiden Arten in Beziehung stehen, jedoch sind zur endgültigen Abklärung dieser Frage noch weitere Untersuchungen anzustellen.

ZUSAMMENFASSUNG

Besonders genau wurden das Haushuhn, *Gallus domesticus* L., der Alpensegler, *Apus melba* L. und die Amsel, *Turdus merula* L., untersucht. Weitere 8 Arten aus verschiedenen systematischen Gruppen dienten zum Vergleich und zur Ausweitung der Ergebnisse. In Bezug auf die Urnierenentwicklung, ihrem Aufbau und Umbau zu den Gonadenanhängen kann die Brutdauer aller Arten in 4 gleiche Teile eingeteilt werden.

Die äussere Form der Urniere ist im 1. Viertel der Brutzeit länglich. Sie nimmt anfangs fast die ganze Körperhöhle in Anspruch. Bis zur Mitte des 3. Viertels ändert sie sich zu einer gedrungeneren Form ab, wobei die Grössenzunahme hauptsächlich in mediolateraler und dorso-ventraler Richtung vor sich geht. Das Grössenverhältnis verschiebt sich immer mehr zu Gunsten der Körpergrösse. Im letzten Viertel zeigt die Urniere wieder eine spindelförmig-längliche Gestalt. In der Postembryonalzeit verdecken die Gonaden immer mehr die früheren Urnieren.

Auf der Funktionshöhe, die im 3. Viertel der Brutzeit liegt, kann das Urnierennephron in 5 genau abgegrenzte Abschnitte unterteilt werden:

1. das Malpighi'sche Körperchen mit der Bowman'schen Kapsel und dem Glomerulus, der grosse Kapillaren mit deutlichem Endothel und Deckzellen aufweist;
2. das Hauptstück, das während der Funktionszeit sekretionsähnliche Zustände zufweist;
3. das Ueberleitungsstück, das nur kurz ist und am Gefässpol haftet;
4. das Mittelstück, das einen ziemlich geraden Verlauf zeigt;
5. das Verbindungsstück, das in den Ausfuhrgang (Urnierengang) überleitet.

Im 1. Viertel der Brutzeit sind nur 3 Abschnitte vorhanden Glomerulus, Tubulus secretorius und Tubulus collectivus.

Die ersten 4 Abschnitte sind zu Beginn des 3. Viertels vorhanden jedoch noch nicht ganz ausdifferenziert. Das Verbindungsstück erscheint erst im Laufe des 3. Viertels.

An Hand von Messungen am Glomerulus und am Hauptstück wie auch gestützt durch die hohe Differenzierung des Nephrons und durch die Koordination der Ur- und Nachnierenentwicklung wird auf die volle Funktionstüchtigkeit der Vogelurniere geschlossen, besonders auch, da frühere Untersuchungsergebnisse anderer Autoren über dieses Problem mit vorliegenden Beobachtungen übereinstimmen.

Der Rückbildung der Urniere geht parallel eine Umbildung, indem einzelne Kanälchen zu den Teilen des Nebenhodens, bezw. Nebenovars umgebaut werden. Die Umbildung der Kanälchen beginnt in der Gegend des Ausfuhrganges und macht sich vor allem in einer Aufhellung des Epithels bemerkbar. Die Glomeruli werden bald zurückgebildet. Diese Umbildung erfolgt bei beiden Geschlechtern auf dieselbe Art. Das Nebenovar unterscheidet sich nur dadurch vom Nebenhoden, dass es keine Verbindung mit der Gonade eingeht. Die nicht in den Dienst des Geschlechtsapparates tretenden Teile zerfallen allmählich und lösen sich im Bindegewebe auf, das stark überhand nimmt.

Das Nebenovar des Adulttieres ist sehr klein; ob es sich zur geschlechtlich aktiven Zeit vergrössert, ist unsicher. Der Nebenhoden vergrössert sich zur Brunstzeit gewaltig und ändert seine Struktur. Beim Mauersegler dient er eventuell als Speicherungsort der Spermien.

LITERATURVERZEICHNIS

1924. Alverdes, K. *Der Nebenhoden des Haussperlings.* Zs. mikr.-anat. Forsch. 1.

1945 Arn, H. *Zur Biologie des Alpenseglers.* Schweiz. Arch. Ornith. 2, Heft 4.

1926. Atwell, W. J. and Hanan, E. B. *The time during which the mesonephros and the metanephros of the developing chick are able to store trypan blue.* Anat. Rec. 32.

1895. Bakounine, S. *Sur l'activité sécrétrice de l'épithélium de Wolff et des épithéliums rénaux dans les premiers jours de développement embryonnaire.* Arch. de Biol. 23.

1933. Bargmann, W. *Weitere histologische Untersuchungen an Nierenkörperchen.* Zs. Zellforsch. 18.

1937 *a*. Bargmann, W. *Ueber den Bau des Nierenglomerulus der Reptilien.* Zs. Zellfosch. 25.

1937 *b*. —— *Untersuchungen über Histologie und Histophysiologie der Fischniere.* Zs. Zellforsch. 26.

1930. Bensley, R. R. and Bensley, D. R. *The structure of the renal corpuscle.* Anat. Rec. 47.

1938. Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch. Handbuch der vergleichenden Anatomie, Band 5: van der Broek, A. J. P.: Harnorgane.

1916. Bremer, J. L. *The interrelations of the mesonephros, kidney and placenta in different classes of animals.* Amer. J. Anat. 19.

1931. Brodersen, J. *Einiges über die Zellen der Hauptstücke der Mäuseniere.* Zs. mikr.-anat. Forsch. 25.

1911. Chappelier, A. *Le canal de Wolff chez la femelle adulte des oiseaux et principalement des Fringillidés.* Bull. sc. de la France et Belgique 7, 45.

1893. Disse, J. *Ueber die Veränderungen der Nierenepithelien bei der Sekretion.* Anat. H. 2.

1926. Ernst, M. *Vergleichende Untersuchungen über die Urnierensekretion.* Zs. Anat. 79.

1914 et 1920. Firket, J. *Recherches sur l'organogenèse des glandes sexuelles chez les Oiseaux.* Arch. de Biol. 29 und 30.

1912. Fridericia, C. S. *Untersuchungen über die Harnsäureproduktion und die Nucleoproteidneubildung beim Hühnerembryo.* Skand. Arch. Physiol. 26.

1927. Hanan, E. B. *Absorption of vital dyes by the fetal membranes of the chick. 1. Vital staining of the chick-embryo by the injections of trypanblue into the air chamber.* Amer. J. Anat. 38.

1905. Hertwig, O. Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Band 3, 1. Teil: Felix W.: Harnorgane.

1944. Hintzsche, E. *Ueber Beziehungen zwischen Placentarbau, Urniere und Allantois.* Zs. mikr.-anat. Forsch. 48.

1947. Höber, R. *Die physikalische Chemie der Zellen und der Gewebe.* Bern.

1928. Hurd, M. C. *Observations on the storage of trypan blue in the embryo chick.* Amer. J. Anat. 42.

1927. Kosugi, T. *Beiträge zur Morphologie der Nierenfunktion.* Beitr. path. Anat. und allg. Path. 77.

1939. Kozlik, F. *Ueber den Bau des Nierenkanälchens. Vergleichendanatomische Untersuchungen.* Zs. Anat. und Entw.-gesch. 109.

1940. —— *Das Nephron der Gymnophionen.* Zs. Anat. und Entw.-gesch. 110.

1935. Kozlik, F. und Erben. *Die Form und die histologische Differenzierung menschlicher Urnieren.* Zs. mikr.-anat. Forsch. 38.

1930/31. KUMMERLÖWE, H. *Vergleichende Untersuchungen über das Gonadensystem weiblicher Vögel.* Zs. mikr.-anat. Forsch. 21, 22 und 24.

1920. LEWIS, F. T. *The course of the Wolffian tubules in Mammalian Embryos.* Amer. J. Anat. 26.

1923. LI KOUE TCHANG. *Recherches histologiques sur la structure du rein des oiseaux.* Thèse sc. Lyon.

1937. KRÜGER, O. *Versuche zur Fixierung des Funktionszustandes des Hauptstückes der menschlichen Niere und zur Bedeutung der Kuppenbläschen der Epithelien.* Zs. mikr.-anat. Forsch. 41.

1927. LILLIE, F. R. *The development of the chich.* 2nd Edition, New York.

1902. LOISEL, G. *Sur les fonctions du corps de Wolff chez l'embryon d'oiseaux.* C. R. Soc. Biol. Paris, 54, 4.

1885. v. MIHALKOVICS, V. *Entwicklung des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten.* Internat. Monatsschr. Anat. und Hist. 2.

1915/16. v. MÖLLENDORF, W. *Die Dispersität der Farbstoffe, ihre Beziehung zur Speicherung und Ausscheidung in der Niere.* Anat. H. 53.

1923. —— *Zur Histophysiologie der Niere.* Erg. Anat. 24.

1930. —— Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen. Band 7, 1. Berlin.

1936. —— *Zur Histophysiologie der Nieren von Hippocampus gutt. und Lepadogaster cand.* Zs. Zellforsch. 24.

1931. NEEDHAM, J. Chemical Embryology. Cambridge 1931.

1926. NEMILOFF, A. *Histophysiologische Untersuchungen über den Nebenhoden.* Zs. Anat. und Entw.-gesch. 79.

1891. NICOLAS, A. *Contributions à l'étude des celles glandulaires.* 1. *Les éléments des canalicules du rein primitif chez les Mammifères.* Internat. Monatsschr. Anat. und Physiol. 8.

1937. NIETHAMMER, G. Handbuch der deutschen Vogelkunde. Bd. 1.

1935. PORTMANN, A. *Die Ontogenese der Vögel als Evolutionsproblem.* Acta Biotheoretica.

1938 *a.* —— *Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Vögel.* Rev. Suisse Zool. 45.

1938 *b.* —— *Die Ontogenese der Säugetiere als Evolutionsproblem.* 1. Teil. Bio-Morphosis 1.

1886/8. RANVIER, L. *Le mécanisme de la sécrétion.* J. de Micrographie, 10, 11, 12.

1895. SAUER, H. *Neue Untersuchungen über das Nierenepithel und sein Verhalten bei der Harnabsonderung.* Arch. mikr. Anat. 46.

1927. SCHMALHAUSEN, J. *Beiträge zur quantitativen Analyse der Formbildung.* 1. *Ueber die Gesetzmässigkeiten des embryonalen Wachstums.* Arch. Entw.-mechanik 109.

1940. Schneider, B. *Beiträge zur funktionellen Bedeutung embryonaler Organe. Untersuchungen an der Urniere und endothelialen Phagocyten des Hühnchenkeimes.* Arch. Entw.-mechanik, 140.

1927. Shikinami, J. *Detailed form of the Wolffian Body in Human Embryos of the first eight weeks.* Publ. Carnegie Inst. Washington. Publ. Nr. 363.

1945/46. Sjöstrand, F. *Ueber die Eigenfluorescenz tierischer Gewebe mit besonderer Berücksichtigung der Säugetierniere.* Acta anat. Suppl. 1 ad Vol. I.

1927/34. Stresemann, E. Aves in *Kükenthals* Handbuch der Zoologie. Band VII, 2te Hälfte. Berlin und Leipzig.

1891. van der Stricht, O. *Contribution à l'étude du mécanisme de la sécrétion urinaire.* C. R. Acad. Sc. Paris, 112.

1933. Terbrüggen, A. *Cytologische Untersuchungen zur Frage der Nierenfunktion unter normalen und abgeänderten Verhältnissen.* Virchow's Arch. 290.

1935. Vilter, R. *Morphologie und Entwicklung des Nachnierenglomerulus der Taube.* Anat. Rec. 63.

1897. Weber, S. *Zur Entwicklungsgeschichte des uropoetischen Apparates bei Säugern mit besonderer Berücksichtigung der Urniere zur Zeit des Auftretens der bleibenden Niere.* Inaug. Diss. Freiburg i. B.

1908. v. Winiwarter und Sainmont, G. *Nouvelles recherches sur l'ovogénèse de l'ovaire des Mammifères.* Arch. de Biol. 24.

1910. Zaretzki, S. *Versuche über vitale Färbung des Embryos.* Arch. path. Anat. 201.

1929. Zimmermann, K. W. *Ueber den Bau des Glomerulus der menschlichen Niere.* Zs. mikr.-anat. Forsch. 18.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE 317
Tome 57, nº 7. — Avril 1950.

MUSÉE ZOOLOGIQUE DE LAUSANNE

Monographie du genre *Grammotaulius* Kolenati (*Trichoptera Limnophilidae*)

par

F. SCHMID

Avec 71 figures dans le texte.

INTRODUCTION

Grammotaulius est un des genres de Trichoptères les plus anciennement connus; il contient des espèces qui sont parmi les plus communes et les plus répandues de la région paléarctique. Ses caractères génériques sont si frappants qu'ils ont été aperçus des premiers trichoptérologues déjà. Dès le début, le genre fut si bien défini, qu'il n'a subi, au cours des temps, aucune modification, sinon un accroissement de ses effectifs.

Le genre *Grammotaulius* est voisin de *Limnophilus* et de *Leptophylax*. Par certains caractères, il se rapproche également de *Colpotaulius* et de *Anabolia*. C'est un genre naturel et homogène qui contient actuellement huit espèces. J'y ajoute *Limnophilus submaculatus* Ramb., qui, quoique placé dans le genre *Limnophilus* à cause du développement moyen de la tête et du pronotum, me paraît bien être un *Grammotaulius* par ses autres caractères. Je place *Gr. suarezi* Nav. dans la synonymie de *atomarius* Fabr. Quoique je n'en aie pas vu le type, je ne puis considérer cette espèce comme valable, devant l'insuffisance des dessins de NAVAS.

DESCRIPTION GÉNÉRIQUE

La structure de la partie antérieure du corps est caractéristique. Tête relativement très longue, c'est-à-dire presque aussi longue que large (fig. 16); sa face supérieure est à peu près plane; les tubercules céphaliques postérieurs sont ovales et très gros; les yeux sont assez petits, à peu près hémisphériques, un peu plus grands chez le ♂ que chez la ♀; ils sont placés à la partie antérieure de la tête et leur diamètre n'atteint que les trois cinquièmes de la longueur de cette dernière. Le premier article des antennes est cylindrique, très gros et aussi long que la tête. Les antennes sont épaisses et un peu plus courtes que les ailes antérieures. Palpes très longs et minces; chez le ♂, le premier article est toujours bien visible; l'apex du deuxième article dépasse la base des antennes, le troisième est de longueur égale au deuxième; le pronotum est bien développé; sa longueur atteint la moitié de celle de la tête. Le mésonotum est plan en son centre et sur le parcours de la ligne médiane, tandis que les bords latéraux sont foncés et fortement inclinés vers le bas.

La tête et les deux premiers segments thoraciques portent une large bande claire, bordée de foncé et donc très apparente, qui commence sur le premier article des antennes, se termine en pointe sur le scutellum et a la largeur de l'espace interoculaire. Le dessus de la tête est donc clair, sauf aux deux angles latéraux postérieurs, situés en arrière des yeux. Sur le trajet de cette bande, les téguments sont clairs et parfois argentés, presque plans, mais fortement granuleux. Ces granulations portent une forte pilosité formée par de nombreuses macrochètes jaunâtres, longues et entremêlées d'autres beaucoup plus petites, plus nombreuses et blanchâtres.

Pattes antérieures identiques chez les deux sexes. Le tibia atteint les quatre cinquièmes de la longueur du fémur; le protarse est toujours long et atteint la moitié de la longueur du tibia; le fémur est aussi long que le tibia et la moitié du protarse réunis. Il ne porte pas de brosse noire. Eperons 1, 3, 4.

Les ailes sont toujours grandes, de forme peu variable et semblables à celles des *Limnophilus* du groupe typique. Les antérieures ont la forme d'une bande assez étroite et de largeur régu-

lière; à l'apex, elles sont plus ou moins fortement tronquées et plus ou moins obtuses. Les ailes postérieures sont très larges; dans l'aire anale, elles atteignent deux fois la largeur des antérieures; elles sont peu échancrées sous l'apex (fig. 16).

La coloration des ailes est assez variable, tant dans le cadre générique que dans le cadre spécifique. Certaines espèces sont très claires et ont les ailes complètement unies, tandis que d'autres sont fortement marquées de brun. Les espèces les plus foncées sont en général les plus variables; elles peuvent varier du roux clair au brun foncé. Aux ailes antérieures R5 est souvent noirci. Aux ailes postérieures, R5 et ses alentours sont toujours fortement teintés de brun. C'est principalement ce caractère qui servit aux premiers auteurs à définir le genre *Grammotaulius* (fig. 56).

La pilosité alaire est rare et peu développée. Les nervures sont fines et toujours claires. La nervulation est caractéristique et à peu près identique chez toutes les espèces (fig. 2). R1 est peu coudé au niveau du ptérostigma; la cellule discoïdale est très allongée, à peu près deux fois et demie aussi longue que son pédoncule; elle est très étroite sur presque toute sa longueur, mais s'élargit à l'apex. R2 est rectiligne jusqu'au bord de l'aile. La cellule sous-radiale qui s'avance beaucoup plus loin vers l'extérieur que la cellule discoïdale, les transversales 1 et 2, qui sont longues, régulières et très obliques et la transversale 3 qui est très courte, donnent à l'anastomose une disposition régulière, arquée et très oblique vers l'extérieur et vers l'arrière.

Aux ailes postérieures, la cellule discoïdale est moins longue et plus large; la sous-radiale s'arrête à son niveau; les transversales 3 et 4 sont longues; ceci donne à l'anastomose la conformation brisée habituelle et une disposition parallèle à l'axe du corps. Les médianes bifurquent un peu avant le niveau du milieu de la cellule discoïdale; elles sont fortement divergentes et courbées.

Génitalia ♂: Huitième tergite sans tubercules ni caractères spéciaux. Neuvième segment large ventralement et latéralement. Dans sa partie moyenne le bord apical est horizontal et convexe. Cette partie du segment est bombée et forme une assise solide sur laquelle l'appendice supérieur est largement et fortement appuyé; chez beaucoup d'espèces, il n'y a aucun sillon entre les appendices supérieurs et le neuvième segment; seule une petite suture sépare les deux pièces. Cette assise est toujours forte, mais son développe-

ment semble inverse de celui de l'appendice supérieur. Au niveau des angles moyens, le neuvième segment est un peu concave et se prolonge fortement, du côté apical, en une lamelle recouvrant les prolongements latéraux du neuvième segment.

Dorsalement, le neuvième segment a une conformation des plus variable: parfois il est interrompu, ou mince, ou parfois assez large, mais disposé perpendiculairement à l'axe du corps. Les appendices supérieurs sont gros, épais et massifs; ils sont ordinairement fortement proéminents, concaves et échancrés à l'apex. Les bords apicaux et inférieurs, et même parfois le centre de la face interne, sont très chitineux et portent des zones ou des rangées de dents chitineuses dont la disposition varie suivant les espèces; ces dents sont de forme irrégulière et par conséquent très variable. Dans les descriptions spécifiques, je n'ai ordinairement pas décrit ces variations. Les appendices intermédiaires sont de développement très variable; ils sont toujours très chitineux et insérés sur des épaississements du dixième segment également chitineux, très développés et s'étendant latéralement assez loin sous les appendices supérieurs et les angles moyens du neuvième segment. Il y a ordinairement une petite plaque sous-anale. Appendices inférieurs longs et minces; la partie soudée au neuvième segment représente souvent les trois quarts de la longueur de l'appendice; elle a la forme d'un mince bourrelet. Les extrémités ventrales sont souvent cachées dans la cavité apicale et ne sont pas visibles latéralement. L'extrémité libre est de développement variable; elle n'est jamais très chitineuse; simple ou bifide, elle est recouverte de poils forts. L'appareil pénial est mince, très long et très élancé. Le pénis est de forme simple. Les titillateurs ne sont pas érectiles: ils sont simples chez deux espèces et bifides chez les autres; chacune des branches est élargie et porte une rangée de fortes épines.

Génitalia ♀: Partie dorsale du neuvième segment toujours bien développée. Appendices supérieurs courts et obtus. Dixième segment en général court, largement fendu latéralement et ventralement. Pièces ventrales du neuvième segment très grosses, très massives et proéminentes; vers le haut, elles sont largement soudées à la partie dorsale du neuvième segment. Ventralement elles sont appliquées l'une contre l'autre sur une grande longueur et séparées par une faible dépression; elles sont très proéminentes vers le bas et parfois aussi longues que le dixième segment

Plaque supragénitale large et massive. Ecaille vulvaire très grosse; les lobes sont larges et obtus.

Le genre se divise naturellement en deux groupes: le groupe de *atomarius* Fabr., contenant des espèces paléarctiques, de coloration plutôt claire, à pièces génitales proéminentes et le groupe de

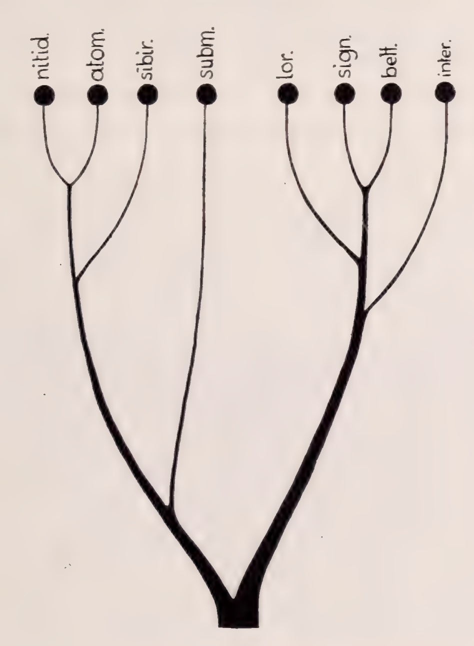


FIG. 1.
Arbre phylétique du genre *Grammotaulius* Kol.

signatipennis McL. contenant des espèces holarctiques, de coloration foncée, avec des pièces génitales obtuses (fig. 1).

Les espèces du genre *Grammotaulius* sont toutes de grande taille; ce sont de fort belles bêtes à facies caractéristique. Presque toutes les formes ont une large répartition géographique. L'aire de répartition du genre couvre toute la région holarctique et une partie de la région arctique.

Groupe de atomarius

Ce groupe contient trois espèces dont le corps est jaune ou brun clair. Les ailes antérieures sont jaunes, parfois unies et très claires, parfois criblées de petites taches brunes disposées irrégulièrement.

Génitalia ♂: Neuvième segment assez large latéralement et ventralement, parfois relativement très large dorsalement; son bord apical moyen est assez peu bombé. Appendices supérieurs très gros, très élancés et proéminents. Ils sont toujours échancrés à l'apex, minces et fortement concaves; leur face interne porte une double rangée, mince et régulière, de petites dents chitineuses. Les appendices intermédiaires sont toujours très grands, très larges et pas échancrés à l'apex. Les pièces latérales du dixième segment sont très grandes et larges. Les appendices inférieurs sont toujours minces; ils sont souvent cachés dans la cavité apicale à leur base. La partie libre se détache souvent juste au-dessous de l'angle moyen du neuvième segment; elle est simple et peu proéminente. Titillateurs toujours bifides, terminés en deux branches larges.

Génitalia ♀: Forme générale proéminente et allongée. Pièce dorsale du neuvième segment dorsal assez étroite, très longue et obtuse à l'apex. Les pièces ventrales du neuvième segment sont très longues, peu proéminentes et pas beaucoup plus larges que la pièce dorsale; soudées à la partie dorsale sur toute sa longueur, elles forment une sorte de tube. Dixième segment mince et élancé; il est profondément fendu dorsalement et ventralement; il n'est pas échancré latéralement, mais forme deux longues pointes aiguës. Ecaille vulvaire formée de deux lobes latéraux quadrangulaires et d'un lobe médian mince et très long.

Les trois espèces de ce groupe sont paléarctiques; ce sont elles qui occupent la partie la plus méridionale de l'aire de répartition.

Grammotaulius nitidus Müll.

Phryganea nitida, 1764, O. F. Müller. Fauna Ins. Fridr., p. 65.
Phryganea nitida, 1776, O. F. Müller, Zool. Dan. Prodr., p. 145.
Phryganea lineola, 1781, Schrank, Enum. Insect. Austr. Ind., p. 307.
Phryganea strigosa, 1788, Gmelin, Linn. Syst. Nat., p. 2637.
Phryganea lineola, 1828, Zetterst., Insecta Lapp., p. 1063.
Limnophilus gracilis, 1839, Burm., Handb. Entom., p. 932.
Grammotaulius lineola, 1851, Kolenati, Gen. et Spec. Trich., p. 39.
Grammotaulius nitidus, 1857, Brauer, Neur. Austr., p. 52, fig. 93-94.
Grammotaulius nitidus, 1858, Hagen, Stett. Ent. Zeit., 19, p. 115.
Limnophilus (Grammotaulius) nitidus, 1859, Hagen, Ent. Annuals, p. 74.
Grammotaulius nitidus, 1865, McL., Trans. Ent. Soc. Lond. (3), 5, p. 25-26, pl. 9, fig. 7-8, pl. 4, fig. 1.
Grammotaulius nitidus, 1873, Hagen, Ver. Ges. Wien, p. 448.

Grammotaulius nitidus, 1874, McL., Mon. Rev. Syn. p. 38-39, pl. 5, fig. 1-9
Grammotaulius nitidus confluens, NEANDER, 1934, Ent. Tidskr. 55, p. 252-253.
Grammotaulius nitidus, AUCTORUM.

La bande dorsale est jaune très pâle, argentée. Elle est très peu distincte car elle est bordée d'un jaune à peine plus foncé. Antennes, face, palpes et pattes uniformément jaune paille, très clairs. Pleures et abdomen jaune-gris ou ocre, un peu plus foncé. Epines des pattes jaunes.

Les ailes ont une forme caractéristique et très belle, qui rappelle



FIG 2.
Grammotaulius nitidus Müll. ♂

celle de *Leptophylax gracilis* Bks. (fig. 2). Les antérieures ont la forme d'une bande étroite, régulière, très pointue à l'apex et obliquement tronquée. Les postérieures ont l'apex également aigu, une forte échancrure sous-apicale et l'aire anale très large et très ample. Les ailes antérieures sont jaune paille, très claires, avec des reflets soyeux; chez la plupart des spécimens, elles sont complètement unies. On remarque, assez souvent, quelques petites taches dans l'aire postcostale, mais les spécimens fortement marqués sont très rares; ils ont été rangés, par NÉANDER, dans une variété distincte: *confluens*. Ailes postérieures incolores et fortement irisées, avec R5 finement bordé de brun foncé.

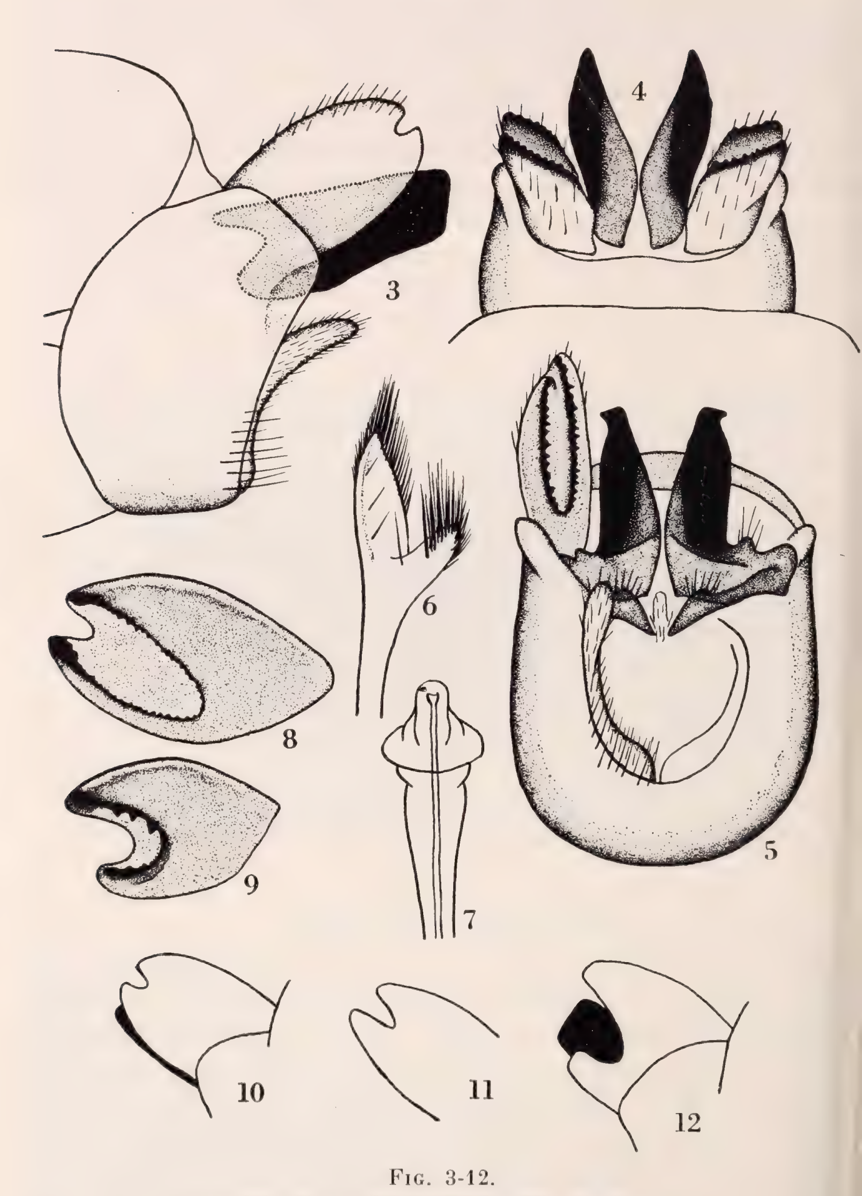


Fig. 3-12.

Grammotaulius nitidus Müll., armature génitale ♂.

Fig. 3, vue de profil. — Fig. 4, vue de dessus. — Fig. 5, vue de face. — Fig. 6, titillateurs. — Fig. 7, pénis. — Fig. 8-9, appendices supérieurs, vue interne. — Fig. 10-12, appendices supérieurs, vue externe.

Génitalia ♂: Neuvième segment large latéralement et ventralement; ses deux bords latéraux, antérieurs et postérieurs, sont courbés vers l'arrière; bord apical moyen assez bombé; neuvième segment large dorsalement. Appendices supérieurs grands, très proéminents et ovales; à l'apex, ils portent une échancrure ordinairement très petite et circulaire (fig. 3); parfois, elle est plus

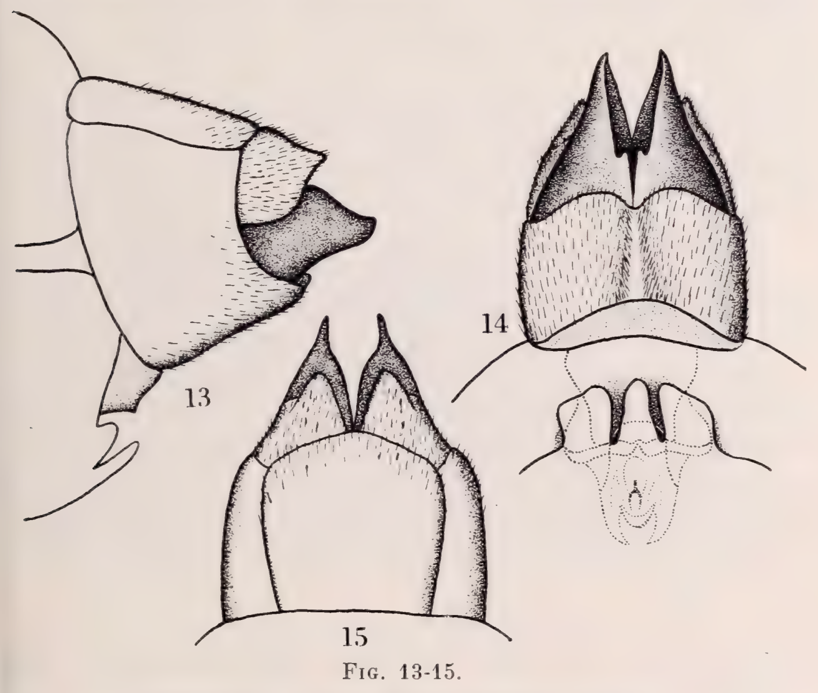


Fig. 13-15.
Grammotaulius nitidus Müll., armature génitale ♀.
Fig. 13, vue de profil. — Fig. 14, vue de dessous. — Fig. 15, vue de dessus.

grande et triangulaire (fig. 10-11); elle peut même atteindre la taille de celle d'*atomarius* (fig. 12). D'autre part, j'ai vu un spécimen chez lequel elle était à peine visible. La face interne de l'appendice est fortement concave; elle porte une double rangée de fines dents chitineuses formant un ovale (fig. 8-9). Les appendices intermédiaires sont très grands et élancés; ils ont la forme d'une lamelle mince et large, toujours tronquée à l'apex, mais plus ou moins obliquement (fig. 3, 12); les pièces latérales du dixième segment sont très grandes; elles ont un relief compliqué (fig. 5). Plaque sous-anale minuscule. Les appendices inférieurs sont petits et

courts (fig. 3); leur partie libre se détache bien au-dessous de l'angle moyen du neuvième segment. Le pénis est très épais à l'apex. Les titillateurs sont terminés par deux lobes; le subapical est beaucoup plus épais que l'apical (fig. 6).

Génitalia ♀: Neuvième segment long, assez étroit et très obtus à l'apex (fig. 15). Appendices supérieurs courts, larges et triangulaires. Le dixième segment est moins élancé que celui de *atomarius;* il est profondément fendu dorsalement et ventralement et se termine par deux pointes. Pièces ventrales du neuvième segment, très grandes, mais très peu proéminentes (fig. 13); elles sont soudées au neuvième segment dorsal sur presque toute leur longueur. Plaque supragénitale petite. Les trois lobes de l'écaille vulvaire sont de taille moyenne et de longueur égale.

Envergure 37-50 mm.

Gr. nitidus est une grande et belle espèce. Elle se rapproche beaucoup de *atomarius* par l'armature génitale. La forme des ailes et sa coloration très claire sont caractéristiques.

Cette espèce se rencontre dans une grande partie de la région paléarctique, mais son aire de répartition géographique est plus restreinte que celle de *atomarius*. On ne la rencontre pas dans les régions boréales. Elle semble absente du sud-ouest de l'Europe, mais a été capturée dans les Balkans. On l'a trouvée en Islande; à l'est, elle se rencontre jusque dans la région du Baïkal.

Grammotaulius atomarius Fabr.

Phryganea lineola var., 1781, SCHRANK, Enum. Insect. Austr. Indig., p. 307.
Phryganea atomaria, 1793, FABRICIUS, Entom. Syst., II, p. 78.
Limnophilus strigosus, 1834, CURTIS, Phil. Mag., p. 122 (*nec* GMELIN).
Limnephilus lineola, 1836, STEPHENS, Ill. Brit. Entom., p. 213.
Phryganea irrorata, 1840, ZETTERSTEDT, Insecta Lapp., p. 1063.
Limnephila lineola, 1842, RAMBUR, Hist. Nat. Ins. Nevr., p. 474.
Grammotaulius atomarius, 1851, KOLENATI, Gen. et Spec. Trich., I, p. 39.
Limnophilus (Grammotaulius) atomarius, 1859, HAGEN, Ent. Ann., p. 74.
Grammotaulius atomarius, 1874, McL., Mon. Rev. Syn., p. 39-40, pl. 5, fig. 1-7.
Grammotaulius atomarius infuscatus, 1894, SAHLBERG, Acta Soc. F. Fl. Fenn., 9 (3), p. 8.
Grammotaulius suarezi, 1916, NAVAS, Rev. Ac. Scienc. Zarag., 1, p. 74, 1 fig.
Grammotaulius atomarius, AUCTORUM.

Cette espèce a une coloration assez variable. La bande dorsale varie de jaune très clair à ocre; elle est toujours argentée. Ses alentours varient de ocre foncé à brun-gris, mais ils sont aussi argentés. Antennes, face, palpes, extrémités des pleures et pattes variant de jaune clair à ocre; épines des pattes jaune-ocre; sommet des pleures et abdomen variant de brun-gris à brun.

Ailes moyennement larges et anguleuses (fig. 16). Les antérieures ont la forme d'une bande assez étroite, 1,5 fois plus large



Fig. 16.
Grammotaulius atomarius Fabr. ♀.

à l'anastomose qu'à la base et assez fortement tronquée à l'apex qui est aigu. Les postérieures sont obtuses à l'extrémité et présentent une faible échancrure sous-apicale. La coloration des ailes est encore plus variable que celle du corps; les spécimens les plus pâles ont les ailes antérieures jaune paille, unies et sans tache; d'autres les ont jaune-ocre, également unies, d'autres encore portent de petites taches brunes et bien visibles, parfois rares et clairsemées, parfois plus denses et même parfois si serrées qu'elles donnent à l'aile un aspect brunâtre, assez foncé. Ces taches varient en nombre et aussi en taille; souvent minuscules, elles sont parfois assez grandes. Les spécimens les plus colorés ont été isolés par Dahlberg en une variété spéciale: *infuscatus*. Le plus souvent,

ils présentent des zones hyalines, immaculées sur l'aire costale l'anastomose et une région étroite, oblique au centre de l'aile. Le taches sont les plus denses dans l'aire postcostale et le long de R5 Dans l'aire sous-costale, elles sont toujours plus grandes et plu

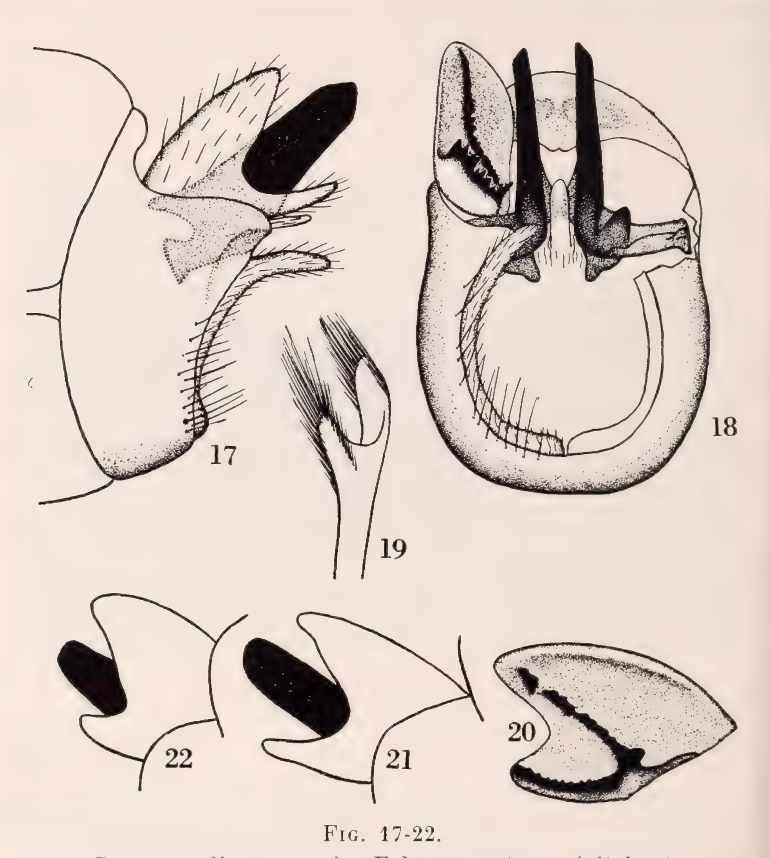


Fig. 17-22.

Grammotaulius atomarius Fabr., armature génitale ♂.
Fig. 17, vue de profil. — Fig. 18, vue de face. — Fig. 19, titillateurs. — Fig. 20, appendice supérieur, vue interne. — Fig. 21-22, appendic supérieur, vue externe.

clairsemées qu'ailleurs. Les ailes postérieures sont hyalines, ave les alentours de R5 brunis.

Génitalia ♂: Neuvième segment relativement peu large lat ralement et ventralement. Le bord apical moyen est très bomb (fig. 17); dorsalement, le neuvième segment a la forme d'une band assez large, disposée perpendiculairement à l'axe du corps. Appe

dices supérieurs grands et proéminents à l'apex; ils portent une très profonde échancrure qui les divise en deux longues branches: une dorsale supérieure, obtuse et une inférieure mince et élancée (fig. 17); l'amplitude de l'échancrure et par conséquent l'épaisseur des branches est assez variable (fig. 21-22). Appendices supérieurs assez fortement concaves; face interne portant une double rangée

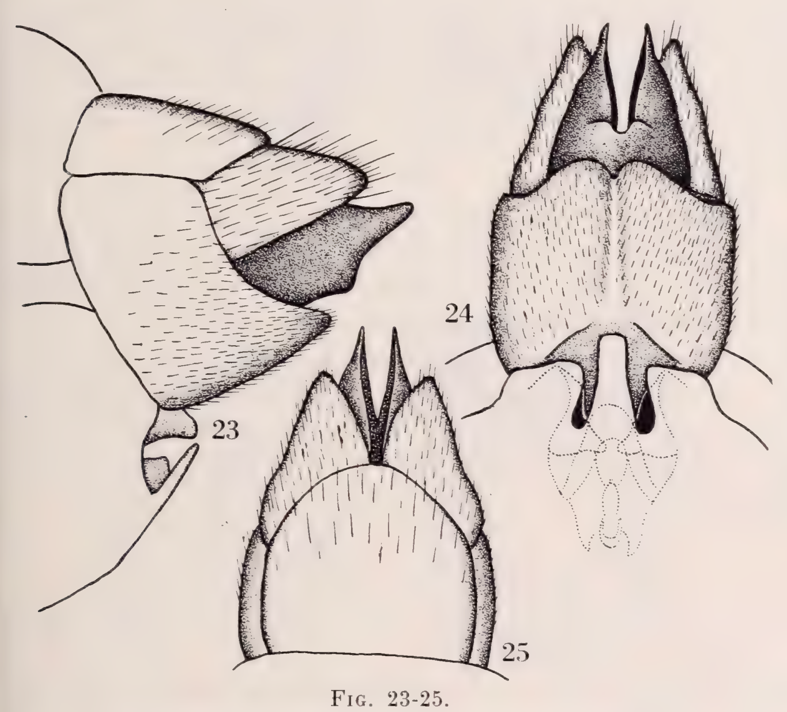


Fig. 23-25.
Grammotaulius atomarius Fabr., armature génitale ♀.
Fig. 23, vue de profil. — Fig. 24, vue de dessous. — Fig. 25, vue de dessus.

d'assez fortes épines chitineuses (fig. 20). Appendices intermédiaires très grands et élancés, ayant la forme d'une longue et mince lamelle un peu plus large à la base qu'à l'apex qui est toujours arrondi ou pointu (fig. 17, 21, 22). Pièces latérales du dixième segment étroites mais très longues (fig. 18). Plaque sous-anale relativement grande. Appendices inférieurs très longs et minces; la partie libre est simple, assez longue et légèrement recourbée vers le bas. Titillateurs bifides; les deux branches sont larges, la suba-

picale porte une rangée de soies au milieu de sa face externe (fig. 19).

Génitalia ♀: Pièce dorsale du neuvième segment dorsal bien développée et régulièrement arrondie à l'apex (fig. 25). Appendices supérieurs très grands, de forme ogivale régulière et légèrement divergents. Dixième segment très élancé; il est profondément fendu dorsalement et ventralement et se termine par deux pointes aiguës. Pièces ventrales du neuvième segment très grandes, élancées et assez proéminentes ventralement (fig. 23). Plaque supra-génitale petite. Lobe central de l'écaille vulvaire obtus à l'apex, mais beaucoup plus long que les lobes latéraux qui sont courts et très larges (fig. 24).

Envergure 30-46 mm.

Gr. atomarius est l'espèce du genre la plus commune et la plus répandue dans la région paléarctique. On le trouve de l'Islande au Japon. Au nord il ne remonte pas dans les régions arctiques, mais s'arrête au niveau du centre de la Suède. (Il est vrai que Hagen l'a signalé de Arkangelsk, mais peut-être est-ce à tort ?). Au sud, on l'a trouvé dans le nord de l'Espagne, à Naples, au Monténégro et dans le Caucase. C'est une des espèces les plus anciennement connues; c'est lui qui aurait mérité d'être désigné comme générotype.

Grammotaulius sibiricus McL.

Grammotaulius atomarius, 1872, McL. et Selys, Ann. Soc. Ent. Belg., 15, p. 61.
Grammotaulius sibiricus, 1874, McL., Mon. Rev. Syn., p. 40, pl. 5, fig. 1-4, *partim*.
Grammotaulius sibiricus, 1878, McL., Mon. Rev. Suppl., Part. II, p. 4.
Grammotaulius sibiricus, 1880, McL., Mon. Rev. Suppl., Part. II, pp. 16-17, pl. 53, fig. 1-2.
Grammotaulius sibiricus, Auctorum.

Bande dorsale brun-roux; ses bords, de même que le centre du dessus de la tête sont brun-noir. Le reste du corps est brun foncé, uniforme. Ailes de même forme que celles de *atomarius* elles sont moyennement arrondies à l'apex. Les antérieures on une coloration de fond jaunâtre; les dessins sont constitués par d nombreuses taches brun foncé, uniformément réparties; quoiqu

plus denses le long de la médiane et de R5. Il n'y a pas de zones transparentes. Ailes postérieures hyalines, légèrement grisâtres; R5 assez fortement teintées de brun.

Génitalia ♂: Neuvième segment assez étroit latéralement et

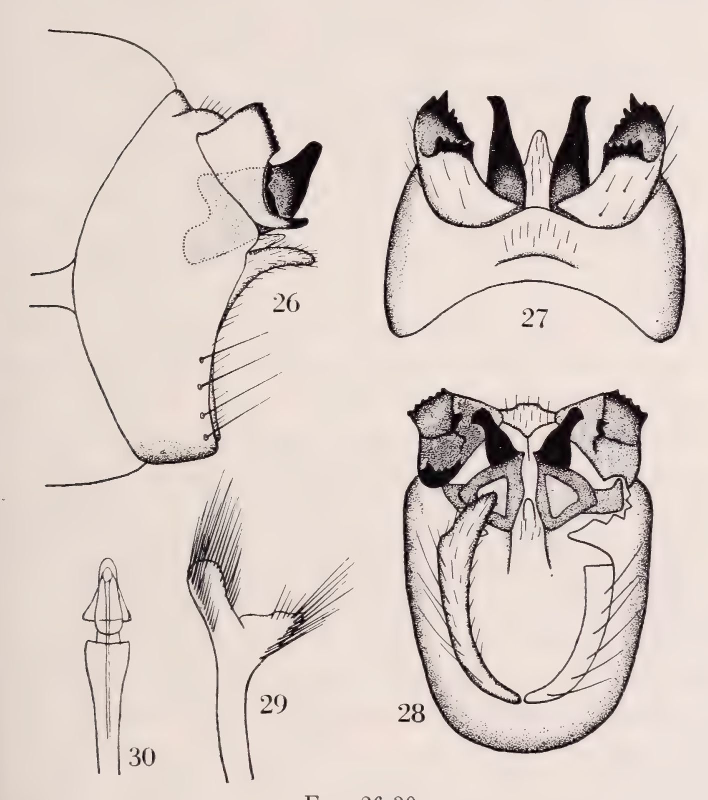


Fig. 26-30.
Grammotaulius sibiricus McL., armature génitale ♂.
Fig. 26, vue de profil. — Fig. 27, vue de dessus. — Fig. 28, vue de face. — Fig. 29, titillateur. — Fig. 30, pénis.

ventralement; ses bords antérieurs et postérieurs sont courbés vers l'arrière. Dorsalement le neuvième segment est relativement très large et bombé (fig. 26). Angles moyens aigus (fig. 28). Appendices supérieurs petits, peu proéminents et de relief assez compliqué. A l'apex, ils portent une grande échancrure arrondie (fig. 26); la branche supérieure est très large, aplatie et dentée à l'apex; la dent inférieure est longue, mince, recourbée vers le haut et forte-

ment dentée intérieurement; au milieu de la face interne d
l'appendice se trouve une forte dent chitineuse et proéminente
en forme de pyramide triangulaire à faces chitineuses et légère-
ment concaves (fig. 28). Appendices intermédiaires grands e
proéminents; ils sont fortement amincis à l'apex qui est recourb
vers le haut. Pièces latérales du dixième segment obtuses et larges
Plaque sous-anale relativement bien développée. Les appendice
inférieurs sont minces; ils sont cachés à l'intérieur de la cavit
apicale sur plus de la moitié de leur longueur (fig. 26); leur parti
libre se détache juste au-dessous de l'angle moyen; elle est minc
et faiblement recourbée vers le bas. Titillateurs terminés par deu
lobes très larges, disposés à angle droit (fig. 28). Le lobe apica
est arrondi à l'apex, alors que le lobe subapical est triangulaire
Pénis de forme simple.

Génitalia ♀: Je n'ai malheureusement pas pu me procurer d
♀ de cette espèce; je donne donc, ci-après, un résumé de la descrip-
tion de Mc Lachlan:

« Appendices supérieurs très petits, plats et fortement soudé
au neuvième segment. Dixième segment court; vu de dessus
sa partie inférieure apparaît comme un large triangle concave
vue de face, elle paraît profondément concave; vues latéralement
les parties supérieures et inférieures paraissent proéminentes, poin-
tues et séparées par une profonde échancrure.»

Envergure 34-38 mm.

Cette espèce est la plus petite du genre; elle est voisine d'*ato-
marius* quoique ses appendices supérieurs et inférieurs du ♂ soien
de formes très différentes.

Gr. sibiricus se trouve dans le nord de l'Europe et de l'Asie
On ne le trouve pas en Suède, mais il est signalé, de Finlande e
des pays baltes; à l'est, son aire de répartition s'étend jusqu'a
Japon.

La fameuse ♀ trouvée au Groenland par l'expédition de l'Un
versité d'Oxford et signalée par Mosely sous le nom de *sibiricu*
appartient en réalité à *interrogationis*. *Gr. sibiricus* est donc
rayer de la liste des Trichoptères américains, quoique sa présen
en Alaska ne soit pas impossible (voir p. 351).

Une ♀ du Kamtchatka, signalée par Ulmer sous le nom
sibiricus appartient à *Gr. signatipennis*.

Groupe de submaculatus

Grammotaulius submaculatus Ramb.

Limnephila submaculata, 1842, RAMB., Hist. Nat. Ins. Nevr., p. 474-475.
Limnophilus submaculatus, 1865, E. PICTET, Syn. Nevr. Esp., p. 85-86, p. 4, fig. 9-12.
Limnophilus submaculatus, 1874, McL., Mon. Rev. Syn., p. 67, pl. 7, fig. 1-5.
Grammotaulius basilicus, 1916, NAVAS, Rev. Ac. Sci. Zarag., 1, p. 74.
Limnophilus ignavus, 1928, DESPAX, Bull. Hist. Nat. Toulouse, 57, p. 63.
Limnophilus submaculatus AUCTORUM.

Cette espèce, généralement placée dans le genre *Limnophilus*, au côté de *ornatus* Curt. doit, en réalité, prendre place dans le genre *Grammotaulius*, ce qu'avait déjà découvert NAVAS. Tous les caractères de la nervulation et de l'armature génitale militent en cette faveur. Toutefois, *Gr. submaculatus* n'entre facilement dans aucun des deux groupes d'espèces qui constituent le genre. Cette espèce se rapproche plutôt de *atomarius* mais reste isolée par sa coloration et par la structure de la tête et du thorax.

La tête, le pronotum et le premier article des antennes sont semblables à ceux des *Limnophilus* typiques, c'est-à-dire, ne sont pas aussi longs que chez les autres *Grammotaulius*; le diamètre des yeux atteint les trois quarts de la longueur de la tête. Bande dorsale jaune, très claire, argentée et bordée d'ocre ou de brun clair. Antennes, face et palpes jaune-roux; pleures et pattes variant de roux à brun-gris clair. Abdomen brun-gris, parfois verdâtre. Les ailes sont larges, arrondies et peu tronquées à l'apex, comme celles de *signatipennis*. Les antérieures sont beaucoup plus larges à l'anastomose qu'à la base; les postérieures sont obtuses à l'apex.

La coloration des ailes est très variable. Les spécimens belges et français sont très pâles et ont les ailes antérieures jaune paille, immaculées; les spécimens espagnols sont, au contraire, fortement tachetés: sur un fond jaune, les ailes antérieures portent une large bande brune longitudinale, irrégulièrement divisée par les nervures, qui sont claires, et deux grosses taches, l'une située à la partie inférieure de l'anastomose et l'autre, oblique, au centre de l'aile. Les spécimens les plus foncés ont aussi quelques petites taches le long de l'aire costale. Les ailes postérieures sont hyalines et un peu teintées de jaune à l'apex. Les spécimens espagnols ont un R5 bruni, tandis que les exemplaires belges et français l'ont incolore.

Génitalia ♂: Neuvième segment très large latéralement et ventralement et étroit dorsalement. Son bord apical moyen est très bombé (fig. 31); l'angle moyen est assez aigu. Les appendices supérieurs sont grands et élancés (fig. 31); on peut les considérer comme échancrés, car l'angle apical inférieur est prolongé par une

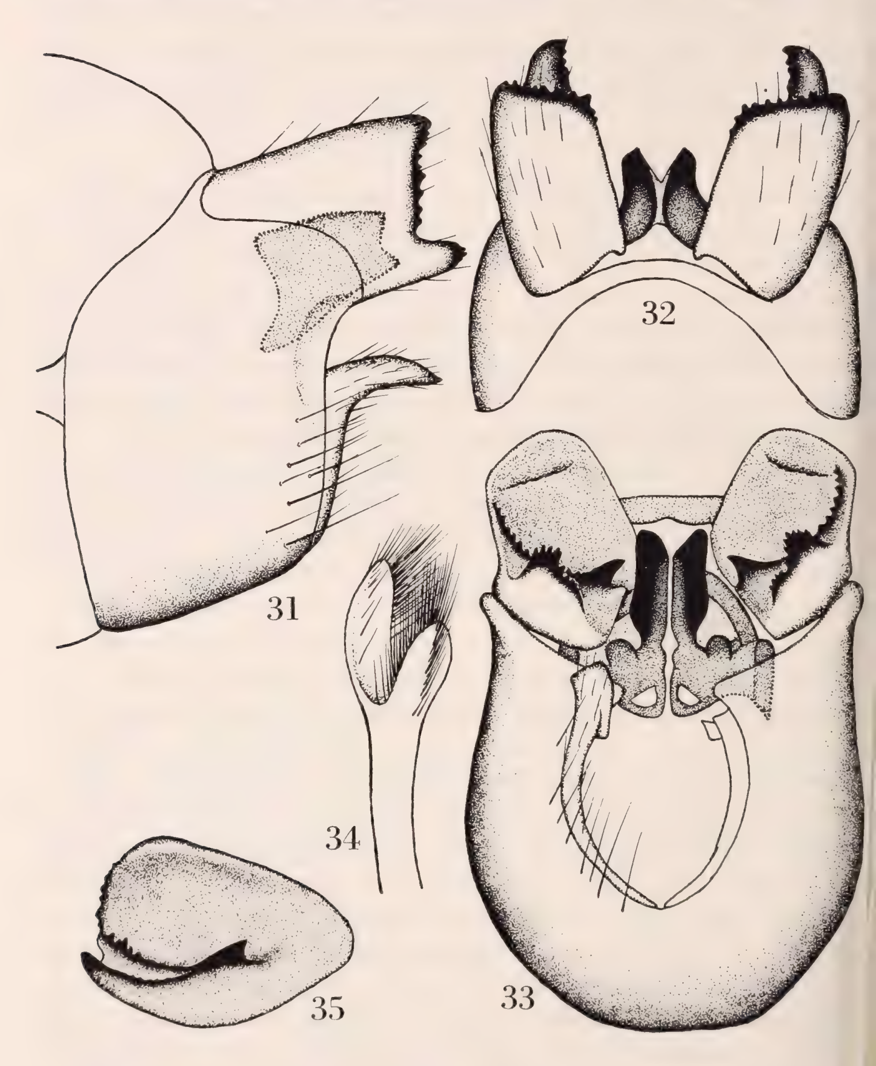


Fig. 31-35.
Grammotaulius submaculatus Ramb., armature génitale ♂.
Fig. 31, vue de profil. — Fig. 32, vue de dessus. — Fig. 33, vue de face. — Fig. 34, titillateur. — Fig. 35, appendice supérieur, vue interne.

forte dent; l'angle apical supérieur est droit; les appendices supérieurs sont fortement concaves; leur face interne porte, dans sa partie antérieure une fine ligne transversale chitineuse. De part et d'autre de l'échancrure se trouve une rangée d'épines surtout

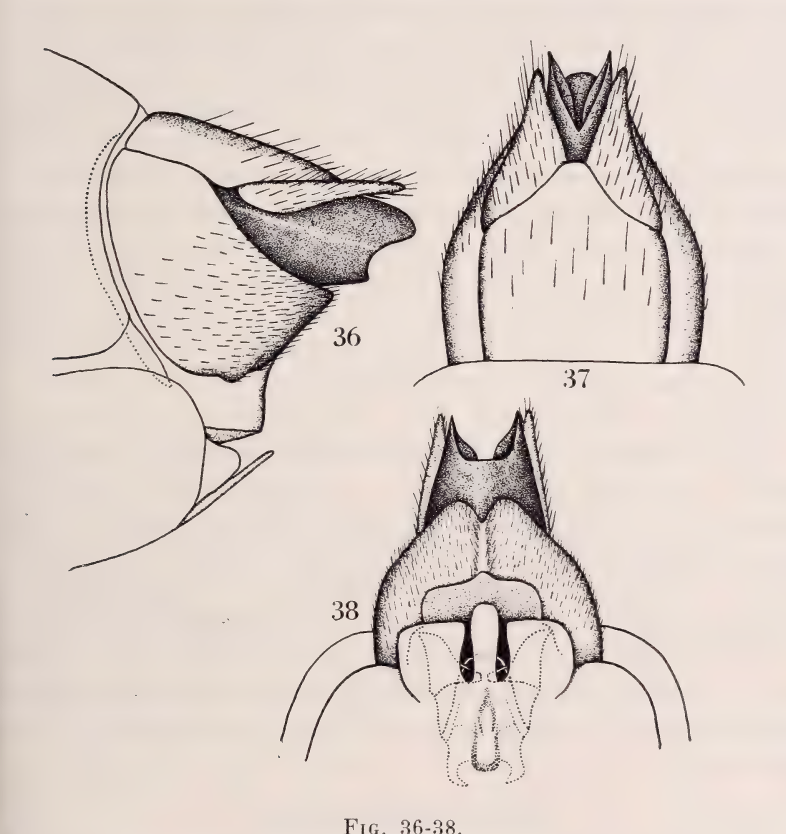


Fig. 36-38.
Grammotaulius submaculatus Ramb., armature génitale ♀.
Fig. 36, vue de profil. — Fig. 37, vue de dessus. — Fig. 38, vue de dessous.

développées à l'intérieur de l'angle postérieur. Les deux rangées d'épines se terminent par une forte dent aiguë et recourbée vers l'intérieur (fig. 35). Appendices intermédiaires petits et largement échancrés à l'apex. Les pièces latérales du dixième segment sont massives et de relief compliqué (fig. 33). Les appendices inférieurs sont minces; la partie libre est longue et se détache bien avant l'angle moyen du neuvième segment. Titillateurs semblables à ceux

de *atomarius*; ils se terminent par deux lobes ovales; le subapical porte une rangée de soies au milieu de sa face interne (fig. 34).

Génitalia ♀: Les bords latéraux du huitième tergite sont légèrement décollés et forment ainsi une légère cavité dans laquelle s'insèrent probablement les appendices supérieurs du ♂ lors de l'accouplement (fig. 36). Pièce dorsale du neuvième segment allongée, assez étroite et terminée par une pointe assez obtuse à l'apex (fig. 37). Appendices supérieurs triangulaires, très allongés, pointus à l'apex et divergents (fig. 37). Neuvième segment assez long, obtus, fendu dorsalement et largement échancré ventralement. Pièces ventrales du neuvième segment assez courtes, plutôt élancées, assez minces à l'apex et séparées l'une de l'autre ventralement par un assez profond sillon (fig. 38). Plaque supragénitale grande et proéminente. Ecaille vulvaire grande et bien développée; les lobes latéraux sont très larges et un peu plus courts que le lobe central qui est mince, long et largement séparé des lobes latéraux.

Envergure 34-40 mm.

Cette espèce habite la région atlantique continentale; elle a été signalée d'Espagne (où elle est très commune dans la Sierra Guadarrama), de France (Hautes-Pyrénées, Basses-Pyrénées, Haute-Garonne, Hérault, Cantal, Puy-de-Dôme et Vosges), dans la Forêt-Noire, la Belgique et la Hollande. Heidel l'a même signalée de Prusse-Orientale et, tout récemment, de la Forêt Noire.

M. R. Despax m'a communiqué (*in litt.*) que l'espèce signalée dans sa publication *Trichoptères observés dans les Pyrénées françaises* sous le nom de *Limnophilus ignavus* Ramb., est en réalité *Gr. submaculatus*.

Groupe de signatipennis

Ce groupe contient quatre espèces de coloration foncée. Le corps est en général brun. Les ailes antérieures ont un fond jaune clair, avec de forts dessins bruns. Il y a une tache hyaline à la base des cellules apicales 4, 5, 6, et une autre, étroite et oblique au milieu de l'aile. La médiane est toujours bordée, de chaque côté, par une bande brune bien visible, qui se prolonge en pâlissant, le long de R5 jusqu'au bord apical. Toute la surface de l'aile est mouchetée de petites taches brunes de densité et de grandeur variable (fig. 47).

Génitalia ♂: Neuvième segment toujours très large latéralement et ventralement. Son bord apical moyen est très fortement bombé.

Appendices supérieurs en général peu proéminents, obtus et faiblement échancrés à l'apex; ils sont très épais, faiblement concaves et portent de grandes zones irrégulières de tubercules et de petites épines chitineuses. Appendices intermédiaires petits et bifides, dépassant souvent les appendices supérieurs. Les pièces latérales du dixième segment sont relativement peu développées et massives. Appendices inférieurs petits; la partie libre se détache du neuvième segment bien au-dessous de l'angle moyen; elle est souvent bifide et très proéminente.

Génitalia ♀ plus massifs et moins proéminents que ceux du groupe précédent. Pièce dorsale du neuvième segment nettement plus petite que celle des espèces du groupe de *atomarius*. Les appendices supérieurs sont petits, parfois parallèles et accolés l'un à l'autre. Dixième segment court, obtus et faiblement échancré. Pièces ventrales du neuvième segment plus épaisses, beaucoup plus proéminentes, moins largement soudées à la partie dorsale que chez les espèces du groupe précédent; elles sont toujours beaucoup plus larges que les pièces situées au-dessus d'elles et semblent servir de support au dixième segment.

Grammotaulius lorettae Den.

Grammotaulius lorettae, 1941, Denning, The Canad. Entom., 75, p. 233, pl. 18, fig. 3-4.
Grammotaulius lorettae, 1944, Ross, Ill. Nat. Hist. Surv. Bull., 23, p. 297.

Ligne dorsale ocre pâle, argentée, bordée de brun-roux. Antennes, face et palpes jaune-ocre. Pleures brun-jaune; pattes jaunâtres, très claires. Abdomen jaune-roux. Ailes de forme identique à celles de *interrogationis*, mais un peu plus étroites et pointues. Les antérieures sont roux jaunâtre et criblées de minuscules taches brunes. La densité de ces taches est naturellement variable; les spécimens les plus clairs sont presque hyalins, tandis que les spécimens les plus foncés sont brun-roux, assez clairs. Autour de l'anastomose et au milieu de l'aile se trouve une zone hyaline, étroite et sans taches; celles-ci sont réparties sur toute la surface de l'aile, mais sont plus denses et plus grandes le long de la médiane et de R5. Ailes postérieures hyalines, un peu teintées de jaune à l'apex. R5 brun assez clair.

Génitalia ♂: Neuvième segment large latéralement et ventralement; le bord apical moyen, qui supporte des appendices supérieurs

très épais, est très proéminent et développé; les angles moyens sont également très proéminents (fig. 39, 41). Dorsalement, le neuvième segment est très mince et prolongé par une petite pointe tournée

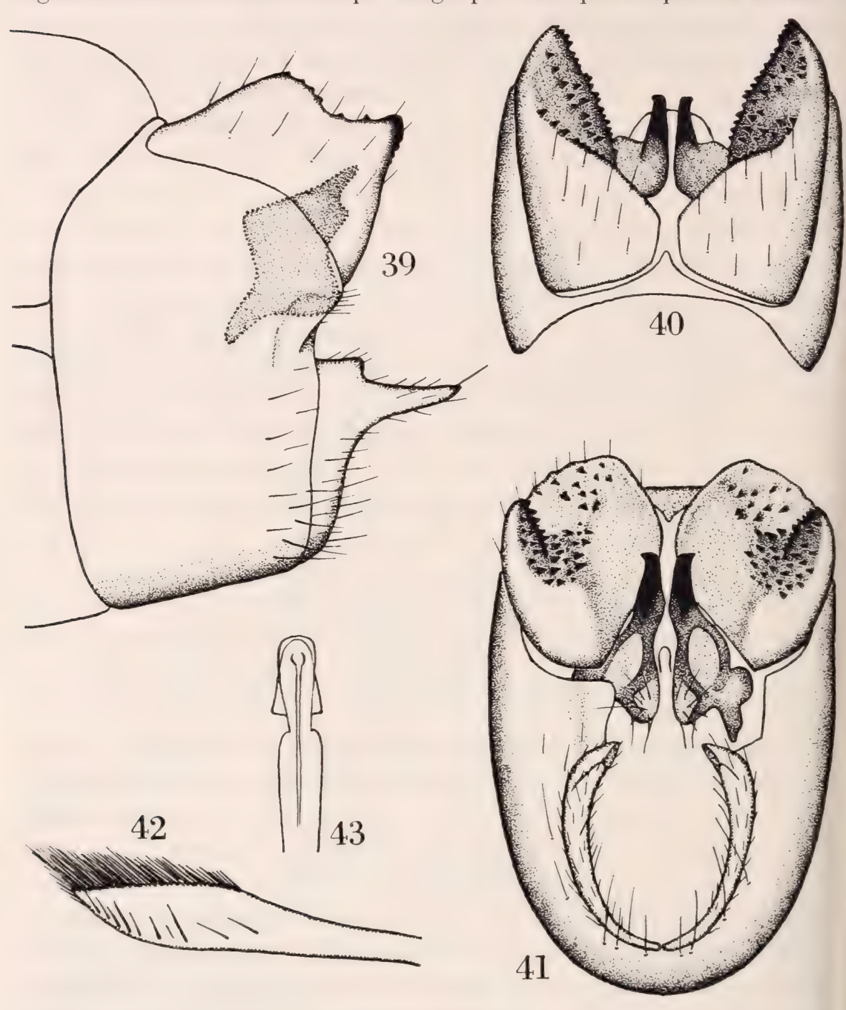


Fig. 39-43.
Grammotaulius lorettae Den., armature génitale ♂.
Fig. 39, vue de profil. — Fig. 40, vue de dessus. — Fig. 41, vue de face. — Fig. 42, titillateur. — Fig. 43, pénis.

vers le bas. Les appendices inférieurs ont une forme caractéristique; ils sont très obtus, très larges et peu proéminents; ils ont une forme vaguement trapézoïdale; le bord supérieur est déprimé, divisant

ainsi l'apex en deux dents chitineuses (fig. 39); la dent antérieure est très large et arrondie, tandis que la dent postérieure est plus mince et plus proéminente. Les appendices supérieurs sont très épais; à la face ventrale, la moitié basale antérieure est régulièrement concave et inerme; la partie apicale antérieure est très faiblement concave et porte quelques petites dents chitineuses

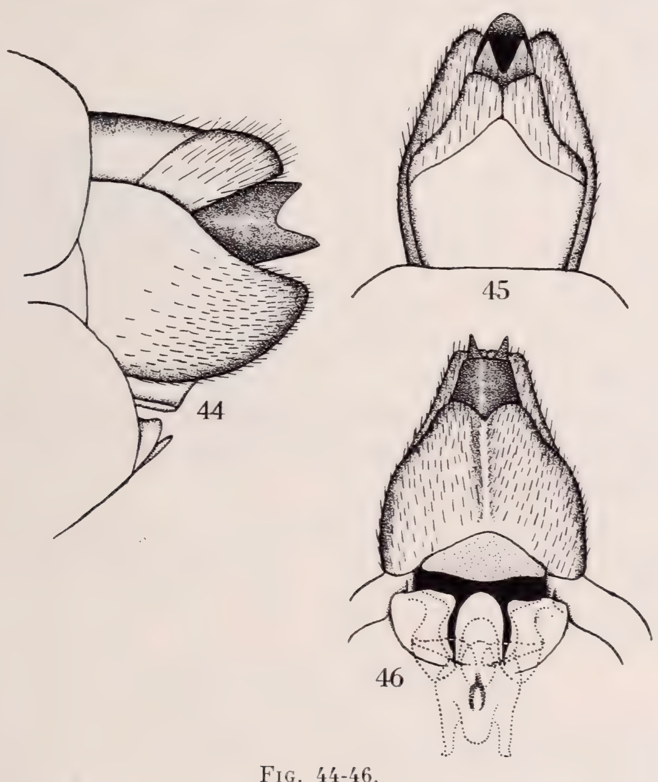


Fig. 44-46.
Grammotaulius lorettae Den., armature génitale ♀.
Fig. 44, vue de profil. — Fig. 45, vue de dessus. — Fig. 46, vue de dessous.

isolées; la partie située sous l'angle apical postérieur est, au contraire, convexe, chitineuse et densément recouverte de petites dents (fig. 41). Appendices intermédiaires assez proéminents; leur angle apical supérieur est très aigu, tandis que l'angle apical postérieur est droit. Les pièces latérales du dixième segment sont massives et portent des zones membraneuses pileuses (fig. 41). Appendices inférieurs courts, mais très proéminents sur toute leur longueur;

la partie libre est bifide, dirigée horizontalement et dépasse l'apex des appendices supérieurs (fig. 39). Titillateurs simples et élargis à l'apex, qui porte une rangée de fortes épines sur ses deux bords (fig. 42).

Génitalia ♀: Pièce dorsale du neuvième segment grosse; elle s'élargit sur les deux tiers antérieurs de sa longueur, puis se termine par une pointe très obtuse (fig. 45). Les appendices supérieurs sont bien développés; à la base, ils sont soudés au neuvième segment sur tout son bord apical; ils sont étroitement accolés l'un à l'autre et sont anguleux à l'apex (fig. 45). Dixième segment petit et court; dorsalement et latéralement, il porte une forte échancrure triangulaire; ventralement, il a la forme d'un lobe obtus. Les pièces ventrales du neuvième segment sont très grosses et obtuses; elles sont légèrement déprimées dorsalement et très proéminentes ventralement (fig. 44), où elles atteignent l'apex du dixième segment. Plaque supragénitale triangulaire et peu proéminente. Les trois lobes de l'écaille vulvaire sont gros et obtus.

Envergure: 40-42 mm.

Cette espèce est très caractéristique par la faible longueur des appendices supérieurs du ♂ qui sont fortement encastrés à l'intérieur du neuvième segment.

Gr. lorettae a été trouvée, que je sache, à un seul endroit: Camerson Pass (Colo.), 3000 m., 20-VIII-1940 (C. E. Mickel et H. E. Milliron, à la lumière); 18-VIII-1947 (D. G. Denning, à la lumière).

Grammotaulius signatipennis McL.

Grammotaulius interrogationis, *var.* β, 1851, Kolenati, Gen. et Spec. Trich. I, p. 40.
Grammotaulius interrogationis, 1858, Hagen, Stett. Ent. Zeit., 19, p. 115.
Grammotaulius sibiricus, 1874, McL., Mon. Rev. Syn., p. 40, pl. 5, fig. 5-7, *partim*.
Grammotaulius signatipennis, 1878, McL., Mon. Rev. Suppl., Part. I, p. 4-5, pl. 31, fig. 1-3.
Grammotaulius sibiricus, 1927, Ulmer, Ark. f. Zool., 19 A, nº 8, p. 2-4.
Grammotaulius signatipennis, Auctorum.

Coloration du corps très variable. La bande dorsale peut être jaunâtre, rousse ou gris-argent, mais elle est toujours bordée de brun foncé. Le milieu du dessus de la tête est brun. Le premie

article des antennes est roux à la face dorsale et brun à la face ventrale. Le reste des antennes est brun ou roux, annelé de clair.

Face et pleures ordinairement brun foncé, parfois brun-roux. Pattes et palpes bruns, ocre ou même jaunâtres; abdomen brun foncé.

Ailes relativement larges et obtuses à l'apex; c'est chez cette espèce qu'elles sont le plus arrondies (fig. 47). La coloration des antérieures est très variable; elle va du brun clair au brun foncé. Le fond est jaunâtre, interrompu par des taches ou des zones brunes; les aires costales et anales sont immaculées et jaunâtres; la base des cellules apicales 4 et 5 est hyaline et blanchâtre. Au milieu de l'aile, et, parfois interrompue par la médiane, se trouve une zone hyaline, étroite et très oblique. Le reste de l'aile est parsemé de macules brunes, parfois très petites et clairsemées, parfois si denses qu'elles forment un fond brun maculé de jaune; les alentours de R5 et de la médiane sont toujours plus foncés et plus unis que le reste de l'aile. Les postérieures sont hyalines et nettement brunies à l'apex; R5 est bien marquée.



Fig. 47.
Grammotaulius signatipennis McL. ailes.

Génitalia ♂: Neuvième segment extrêmement large latéralement et ventralement; il est largement ouvert dorsalement (fig. 48, 49). Le bord apical moyen est assez peu bombé; l'angle moyen est assez peu proéminent. Les appendices supérieurs sont très épais, très obtus, peu proéminents et très enfoncés derrière le bord apical supérieur du neuvième segment; leur bord apical est régulièrement arrondi, non échancré et garni de dents chitineuses irrégulières (fig. 48). Vus de face, ces appendices sont à peu près circulaires, régulièrement et faiblement concaves sauf à la partie inférieure; toute la moitié externe, mais surtout le bord de l'appendice, portent un grand nombre de petites dents coniques, dirigées vers l'intérieur, et entremêlées de tubercules chitineux (fig. 50). Les appendices intermé-

diaires sont de taille moyenne; leur extrémité dépasse celle des appendices supérieurs et se termine par deux dents obtuses; la

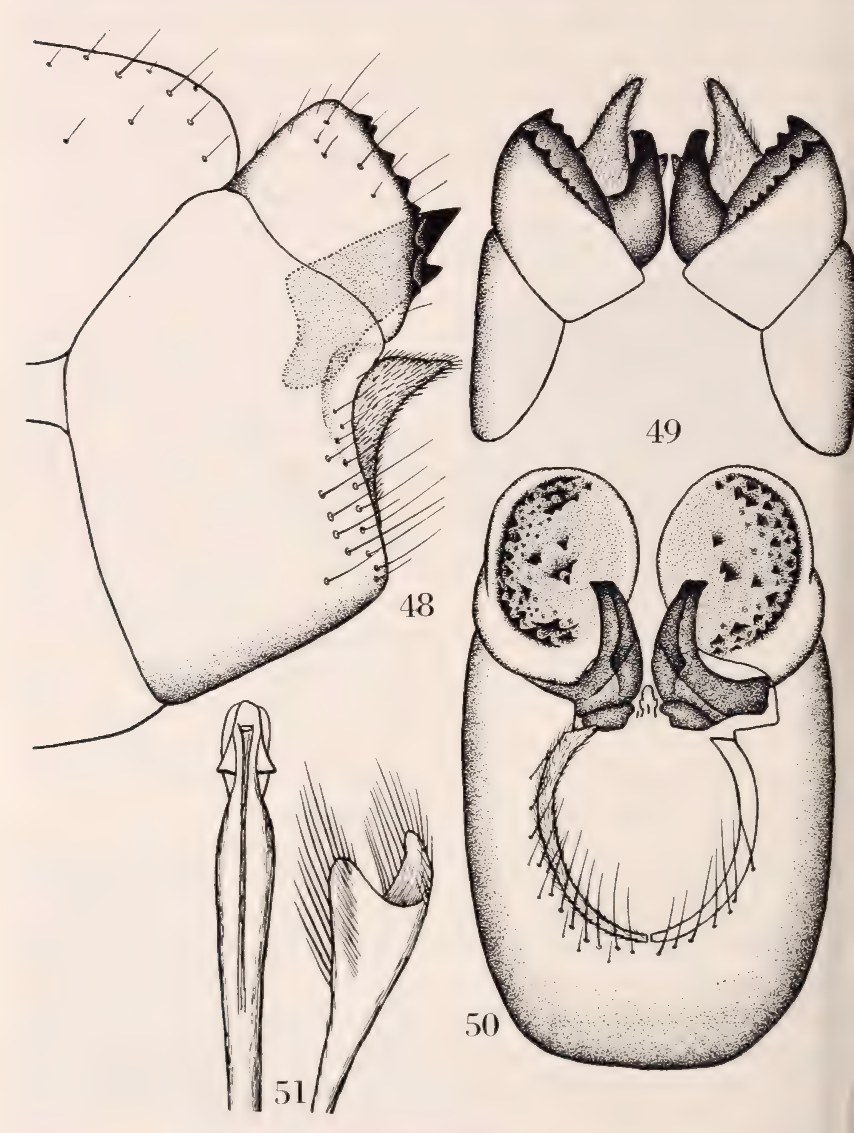


Fig. 48-51.
Grammotaulius signatipennis McL., armature génitale ♂.
Fig. 48, vue de profil. — Fig. 49, vue de dessus. — Fig. 50, vue de face. — Fig. 51, appareil pénial.

supérieure est deux fois plus grande que l'inférieure; les épaississements latéraux du dixième segment sont courts et obtus (fig. 50).

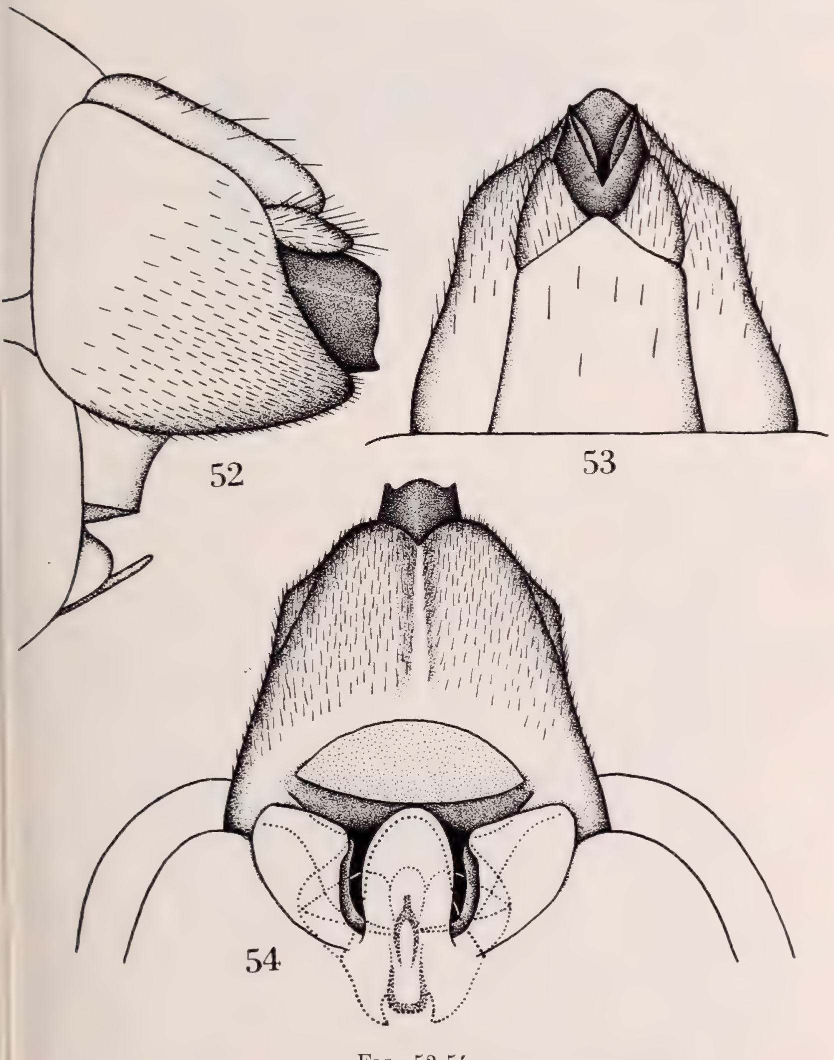


Fig. 52-54.
Grammotaulius signatipennis McL., armature génitale ♀.
Fig. 52, vue de profil. — Fig. 53, vue de dessus. — Fig. 54, vue de dessous.

Plaque sous-anale très petite. Les appendices inférieurs sont minces et étroits; ventralement ils sont légèrement cachés dans

la cavité apicale et invisibles, vus de côté; l'apex est peu développé, triangulaire et assez proéminent. Titillateurs bifides; les deux branches sont obtuses et larges; la branche subapicale porte une rangée de soies au milieu de sa face externe (fig. 51).

Génitalia ♀: Pièce dorsale du neuvième segment allongée et terminée par une pointe assez obtuse. Appendices supérieurs très petits, obtus, triangulaires et légèrement séparés l'un de l'autre (fig. 53). Dixième segment très court, obtus et tronqué très obliquement vers le haut à l'apex; il est largement fendu dorsalement et se termine ventralement par une languette arrondie (fig. 54). Pièces ventrales du neuvième segment très grosses, très obtuses, extrêmement larges et convexes (fig. 54). Plaque supragénitale bien développée. Ecaille vulvaire très grande; les lobes latéraux sont larges, obliques et fortement séparés du lobe médian qui est ovale et massif (fig. 54).

Envergure 36-42 mm.

Cette espèce est la plus caractéristique de son groupe par sa coloration, par la largeur du neuvième segment, par la forme des appendices supérieurs et intermédiaires du ♂ et par la largeur des lobes ventraux du neuvième segment chez la ♀.

Gr. signatipennis est très largement répandu dans le nord de l'Europe et de l'Asie. Son aire de répartition s'étend de la Suède au Kamtchatka (d'où Ulmer l'a signalée sous le nom de *sibiricus*); au sud-ouest, il descend jusqu'au centre de la Suède et au nord-est de la Pologne.

Grammotaulius betteni Hill-Gr.

Grammotaulius praecox, 1907, Ulmer, Genera Insectorum, p. 39 (note 2), pl. 30, fig. 7.
Grammotaulius betteni, 1912, Hill-Griffin, Ent. News, 23, p. 18, pl. 3, fig. 1-14.
Grammotaulius sp., 1925, Ulmer, Arch. f. Naturg., p. 75.
Grammotaulis lineatipennis, 1932-1933, Ulmer, Pek. Nat. Hist. Bull., 7, p. 63-65.
Grammotaulius lineatipennis, 1932-1933, Ulmer, Pek. Nat. Hist. Bull., 7, p. 151-152, fig. 36-37.
Grammotaulius betteni, Auctorum.

Bande dorsale jaune claire, argentée et bordée de brun très foncé (fig. 56). Antennes jaune-ocre. Face, palpes et pattes jaunâtres. Pleures brun-jaune. Abdomen jaune-gris.

Ailes moyennement arrondies et larges, de même forme que celles de *atomarius* (fig. 56). La coloration de fond des antérieures est



Fig. 55.
Grammotaulius betteni H.-G., ♂ de Shangaï.

aune très claire, tandis que les dessins sont nets et brun foncé. L'aire post-costale, la médiane et surtout R5 portent une bande



Fig. 56.
Grammotaulius betteni H.-G., ♀ de Wellington (V.I., B.C., Canada).

ette et très foncée (fig. 56). Le reste de l'aile porte de très fines aacules disposées en lignes, et généralement clairsemées; le seul

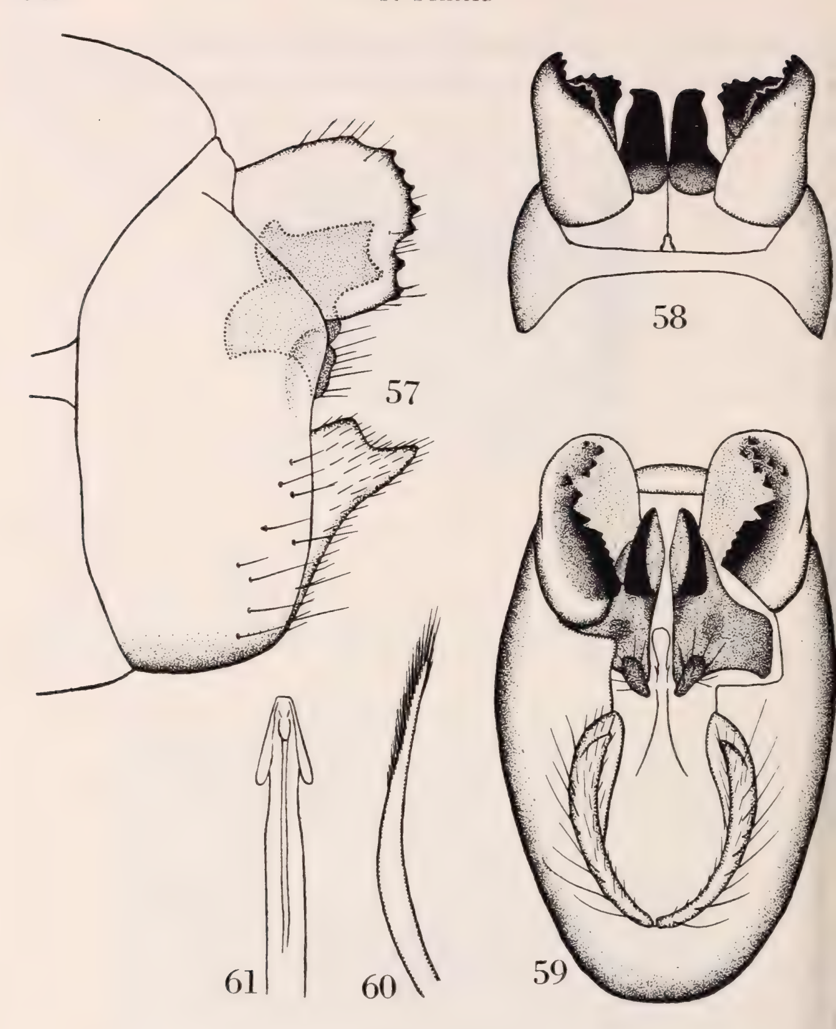


Fig. 57-61.
Grammotaulius betteni H.-G., armature génitale ♂.
Fig. 57, vue de profil. — Fig. 58, vue de dessus. — Fig. 59, vue de face. —
Fig. 60, titillateur. — Fig. 61, pénis.

spécimen chinois connu (fig. 55) est très fortement coloré. Ailes postérieures hyalines; R5 porte une bande brune, très foncée.

Génitalia ♂: Neuvième segment assez large latéralement et ventralement; dorsalement, il forme une bande relativement large (fig. 57). Le bord apical moyen est très peu bombé. Les appendices supérieurs sont de taille moyenne et assez proéminents;

l'apex, ils ne sont pas échancrés, mais la partie inférieure est légèrement en retrait sur la partie supérieure (fig. 57); ce retrait est du reste d'amplitude un peu variable; tout le bord apical porte d'assez fortes dents chitineuses; la face interne est assez fortement concave,

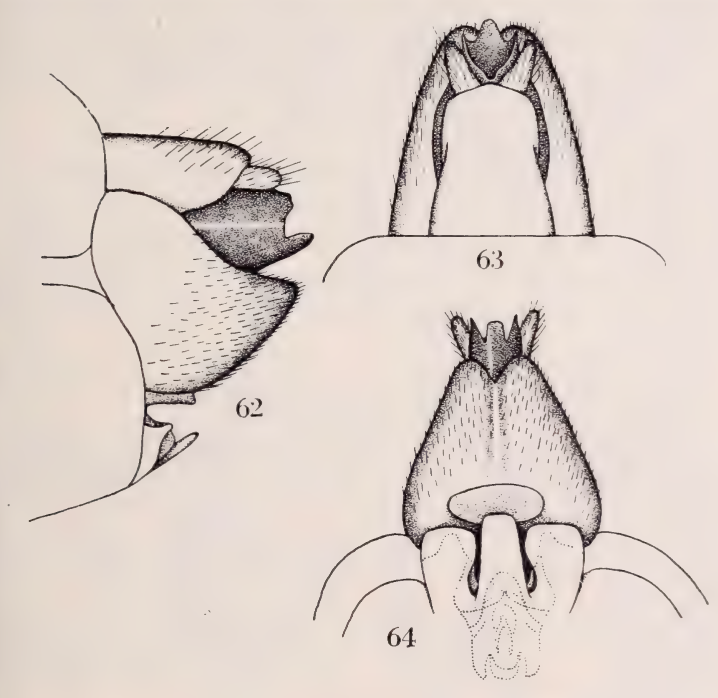


Fig. 62-64.
Grammotaulius betteni H.-G., armature génitale ♀.
Fig. 62, vue de profil. — Fig. 63, vue de dessus. — Fig. 64, vue de dessous.

mais le bord apical est épaissi en un très fort bourrelet chitineux, portant d'assez grosses dents, abondantes surtout au bord inférieur de l'appendice (fig. 59). Appendices intermédiaires de taille moyenne; ils sont largement mais faiblement échancrés à l'apex (fig. 57); pièces latérales du dixième segment très larges. Plaque sous-anale petite et arrondie. Appendices inférieurs assez courts; la partie ventrale est cachée derrière le neuvième segment, mais la partie apicale, large et bifide est bien proéminente (fig. 57). Titillateurs minces et courbés; à l'apex, ils ne sont pas bifides, mais très minces et pointus; leur bord inférieur porte une rangée de courtes soies (fig. 60).

Génitalia ♀: Pièce dorsale du neuvième segment très large e quadrangulaire (fig. 63). Les appendices supérieurs sont très petits assez éloignés l'un de l'autre et divergents (fig. 63). Le dixièm segment est court, profondément échancré dorsalement et latéro ventralement (fig. 63). Les pièces ventrales du neuvième segmen sont épaisses et massives, légèrement déprimées dorsalement et trè proéminentes ventralement. Plaque supragénitale très petite. Ecaill vulvaire grande, à lobes très massifs (fig. 64).

Envergure 41-43 mm.

Cette espèce est la plus proche parente de *signatipennis* dont ell est très voisine; elle a été signalée de Shangaï (sous le nom d *lineatipennis* Ulm.) et de plusieurs localités de l'Orégon et de l Colombie britannique. Son aire de répartition n'est pas exactemen connue, mais l'identité de *lineatipennis* et de *betteni* ne fait pas d doute.

Grammotaulius interrogationis Zett.

Phyrganea interrogationis, 1840, Zett., Insecta Lapponica, p. 1063.
Grammotaulius interrogationis, var. β, 1851, Kolenati, Gen. et Spec. Trich., I, p. 40, *partim*.
Limnophilus interrogationis, 1861, Hagen, Syn. Neur. N. Amer., p. 254.
Grammotaulius interrogationis, 1873, Hagen, Verh. Zool. Bot. Ges. Wien, 23, p. 450.
Grammotaulius praecox, 1871, Hagen, Verh. Zool. Bot. Ges. Wien, 23, p. 341.
Grammotaulius sibiricus, 1929, Mosely, Ann. Mag. Nat. Hist. (10), 4, p. 501, 507.
Grammotaulius interrogationis, Auctorum.
Grammotaulius sibiricus, Auctorum.

Bande dorsale ocre clair, argentée et bordée de brun foncé. Le triangle ocellaire est brun. Antennes, face, palpes et pattes rou clair. Pleures brun-roux. Abdomen brun.

Ailes moyennement arrondies et moyennement larges, un pe plus étroites que celles de *signatipennis*; elles ont une coloratio voisine de celle de cette dernière espèce, mais plus pâle. Le antérieures sont jaunâtres, fortement tachetées de brun; les posté rieures sont hyalines, un peu jaunies à l'apex; R5 est faiblemen teinté de brun.

Génitalia ♂: Neuvième segment moyennement large latérale ment et ventralement; dorsalement, il a la forme d'une minc

bande disposée dans un plan perpendiculaire à l'axe du corps; le bord supérieur est échancré en son milieu tandis que le bord inférieur porte une petite pointe (fig. 67). Appendices supérieurs grands

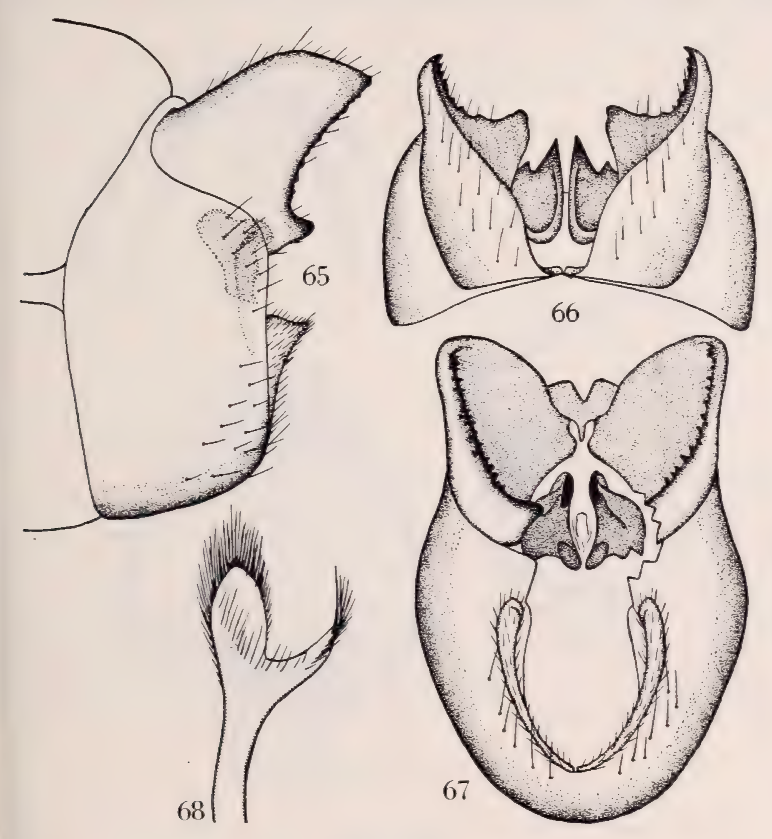


Fig. 65-68.
Grammotaulius interrogationis Zett., armature génitale ♂.
ig. 65, vue de profil. — Fig. 66, vue de dessus. — Fig. 67, vue de face. — Fig. 68, titillateurs.

t proéminents; ils sont très largement et obliquement échancrés à apex; les deux branches ainsi formées sont inégales; les supérieures ont très grandes, évasées vers l'arrière et divergentes; les branches iférieures sont, au contraire, très petites et obtuses; elles sont ortement convergentes et se rapprochent considérablement l'une e l'autre ventralement (fig. 66); l'appendice supérieur est de la orte fortement concave; le bord apical, à l'intérieur de l'échancrure,

est fortement chitineux et porte plusieurs rangées de petites dent coniques et irrégulières (fig. 67). Les appendices intermédiaires son très petits; les pièces latérales du dixième segment sont obtuses e peu développées. Plaque sous-anale petite (fig. 67). Les appendice

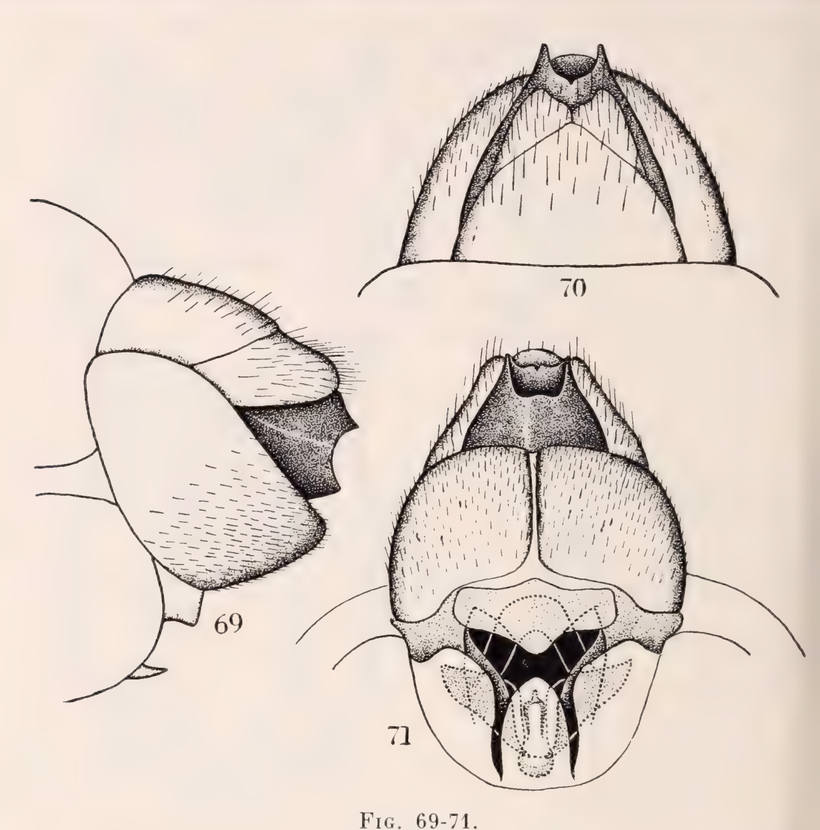


Fig. 69-71.
Grammotaulius interrogationis Zett., armature génitale ♀.
Fig. 69, vue de profil. — Fig. 70, vue de dessus. — Fig. 71, vue de dessous

inférieurs sont très petits et peu proéminents; leur partie ventral est cachée par le neuvième segment; la partie libre est minuscul conique et située bien au-dessous de l'angle moyen du neuvièm segment (fig. 65). Titillateurs bifides, terminés par deux larg branches ovales et portant une rangée de soies entre celles- (fig. 68).

Génitalia ♀: Pièce dorsale du neuvième segment grosse triangulaire. Appendices supérieurs petits et obtus, étroiteme

accolés l'un à l'autre dorsalement (fig. 70). Dixième segment très large et obtus; il est faiblement échancré dorsalement, latéralement et ventralement. Les pièces ventrales du neuvième segment sont énormes et très obtuses (fig. 69); elles sont très proéminentes ventralement où elles atteignent presque l'apex du dixième segment. Plaque supragénitale volumineuse, quadrangulaire et terminée vers le bas par un lobe arrondi (fig. 71). Ecaille vulvaire grande; le lobe central est ovale et profondément enfoncé entre des lobes latéraux peu proéminents (fig. 71).

Envergure 36-41 mm.

Cette espèce est caractéristique par la forme des appendices supérieurs et la petitesse des appendices intermédiaires.

Gr. interrogationis est une espèce habitant la zone arctique de l'Amérique. Elle a été signalée de la côte orientale du Groenland, du Grand-Lac-des-Esclaves et de Churchill River (Man.). Un spécimen a été trouvé à Cook County (Minn.); c'est la station la plus méridionale connue.

J'ai vu la ♀ trouvée par l'expédition de l'Université d'Oxford au Groenland et signalée par Mosely sous le nom de *sibiricus*; c'est en réalité un *Gr. interrogationis*. Cette bête est d'assez petite taille et ses pièces génitales présentent quelques particularités. Les pièces ventrales du neuvième segment sont plus proéminentes que ne le représente la figure 69; il n'y a pas de plaque supragénitale et les pièces ventrales du neuvième segment sont séparées l'une de l'autre par une fente, limitée, de côté par un mince rebord chitineux.

Grammotaulius ornatus Nak.

Grammotaulius ornatus, 1915, Nakahara, Canad. Entom., 47, p. 92-93.

Cette espèce, dont on n'a trouvé qu'une seule ♀, m'est restée inconnue. Je donne ci-après une traduction de la description de Nakahara.

« Tête brun-roux, recouverte de poils jaunes pâles; il y a sur le vertex une ligne longitudinale assez bien marquée. Le bord des yeux est étroitement bordé de jaune pâle; palpes maxillaires et labiaux brun-roux; l'apex de l'article terminal est foncé; antennes jaunâtres, indistinctement annelées de brun.

Prothorax brun-roux, avec une ligne médiane; il est recouvert de petits poils jaunes clairs et porte latéralement de longs poils

roux. Mesonotum roux noirâtre. Partie médiane du mésonotum brun-roux, avec de petits poils et tubercules; tegulae brunes, portant de longs poils noirâtres. Métathorax entièrement brun foncé. Pattes jaunâtres, éperons et épines roux noirâtre.

Ailes antérieures semi-hyalines, légèrement teintées de brun-jaune; il y a une large bande, hyaline et oblique, dans l'aire discale; des deux côtés se trouvent de grandes taches brunes; il y a également plusieurs petites taches brunes dans l'aire comprise entre le radius et son secteur. Les alentours de la cellule discoïdale portent une large marque hyaline interrompue par quelques taches brunes. Aire marginale apicale irrégulièrement teintée de brun. Ailes postérieures hyalines, incolores et légèrement teintées de jaunâtre à l'apex.

Abdomen roux noirâtre; les bords postérieurs des segments sont un peu plus pâles; la ♀ a des appendices poilus à l'apex de l'abdomen (!)

♂ inconnu.

Longueur du corps 13 mm., ailes antérieures 16 mm., ailes postérieures 14 mm.»

Le type est une ♀ déposée dans la collection Nakahara. Elle a été capturée par M. Arakawa à Uvajima, (prov. Iyo, Shikoku, Japon) en mai 1913.

Tome 57, nº 8. — Avril 1950.

Untersuchungen zur postembryonalen Entwicklung schweizerischer Orchesellen

von

Walter LINDENMANN
Basel

Mit 25 Textabbildungen und 22 Tabellen.

INHALTSVERZEICHNIS

I. EINLEITUNG

Unter den Collembolen existieren eine ganze Anzahl Gattungen, welche bei ausserordentlichem Formenreichtum nur durch Verschiedenheiten ihres Farbkleides, ihres Zeichnungsmusters, unterschieden werden können. Diese Gattungen haben von jeher die

systematische Bearbeitung vor grosse Schwierigkeiten gestellt, da weder in Diagnosen noch in Bestimmungstabellen die einzelnen Arten unzweideutig zu erfassen waren. Wohl hat es nie an Versuchen gefehlt, die sich häufenden Arten zu ordnen und sie nach ihren charakteristischen Zeichnungselementen zueinander in Beziehung zu bringen. 1926 hat HANDSCHIN zum ersten Male die Arten der Gattung *Sira* Lubb. revidiert und neu eingeordnet. 1928 geht er in ähnlicher Weise mit den Arten der Gattung *Salina* Mac Gillivray 1894 (= *Cremastocephalus* Schött 1896) vor und ordnet ähnlich die Gattungen *Entomobrya* Rond. und *Orchesella* Templ. in seinem Bestimmungstabellen (1929). BONET hat durch diese Untersuchungen angeregt, 1934 die Arten der Gattung *Entomobrya* auf diese Weise dargestellt.

Wie dies HANDSCHIN schon ausdrückte, haften dieser Anordnung aber bestimmte Mängel an. Ganz allgemein nahm er die Differenzierung nach den Farben nur dann vor, wenn die morphologischen Merkmale versagten und die Tracht in den wesentlichen Teilen verschieden war.

Wenn schon die Aufteilung nach Arten bestimmte Schwierigkeiten bietet, so treffen wir bei den einzelnen Arten oft auf ein noch schwerer zu entwirrendes Bild. Es hat sich nämlich gezeigt, dass bei vielen Formen parallel gerichtete Variationen zu ganz hellen wie auch fast melanistischen Formen führen. 1893 hat SCHÖTT die zahlreichen Zeichnungsvarianten von *Isotoma viridis* Bourl. und *Isotomurus* Müll. dargestellt. Bei den Gattungen *Entomobrya* und *Orchesella* finden wir ähnliche Varianten als forma *pallida* und *obscura* in ihren Extremen bezeichnet. Zwischen beiden liegen alle möglichen Uebergänge, die auseinanderzuhalten, an zahlenmässig geringem Material, oft unmöglich ist.

Um nun die eigentlichen Zusammenhänge zwischen den verschiedenen Formen kausal richtig zu erkennen, gibt es nur einen Weg: d i e A u f z u c h t d e r e i n z e l n e n A r t e n. Dadurch wird es möglich werden nicht nur das Farbkleid, die Tracht in ihrem Werden zu verfolgen, sondern durch Veränderung der Zuchtbedingungen eventuell auch die verschiedenen Trachten künstlich zu erzeugen. Zugleich gestatten uns aber solche Zuchten, welche nach den Angaben von Strebel, Ripper und Willem u. a. keine Schwierigkeiten bieten, Einblicke in das Leben der einzelnen Arten zu erhalten. Dies ist umso wichtiger, als wir allgemein über

die Lebensweise der Collembolen recht wenig orientiert sind. Endlich besteht die Möglichkeit durch die Aufzucht verschiedener Arten einen Vergleich der Entwicklung des Zeichnungsmusters zu erlangen und damit die systematische Stellung der einzelnen Arten ontogenetisch festzulegen.

Für eine solche Untersuchung ist nun die Gattung *Orchesella* besonders geeignet. Einmal zählen ihre wenigen Arten zu den grössten bei uns lebenden Collembolenformen. Sie finden sich meist in grösseren Mengen auf relativ kleinen Fundstellen und sind dort fast das ganze Jahr anzutreffen. Ihre Zucht ist relativ leicht durchzuführen. Ferner sind gerade bei den einzelnen Arten der *Orchesellen* eine Unmenge von Varietäten des Farbkleides auseinandergehalten worden, sodass eine experimentelle Analyse der Tracht zum vornherein versprechend sein musste. Nicht zuletzt darf auf die grosse Unsicherheit in der Umschreibung mancher Arten hingewiesen werden, wie z. B. für *Orchesella alticola* Uzel 1891, die als Sammelbegriff vieler noch undifferenzierter alpiner Formen gelten darf.

Um diesen hier aufgezeichneten Problemen näher zu kommen, wurde mir von Herrn Prof. Dr. E. Handschin das Thema der vorliegenden Arbeit als Dissertation vorgeschlagen. Herrn Prof. Handschin möchte ich an dieser Stelle für seine Unterstützung und seinen Rat herzlich danken. Gleichfalls möchte ich dem Vorsteher der Zoologischen Anstalt Basel, Herrn Prof. Dr. A. Portmann für sein Entgegenkommen und sein Interesse an der Arbeit den besten Dank aussprechen.

II. MATERIAL UND ZUCHT

Zur Untersuchung kamen in erster Linie die Arten der näheren Umgebung von Basel:

Orchesella bifasciata Nic., *cincta* (Linné), *flavescens* (Bourl.), *jurassica* n. sp. und *villosa* (Geoffr.).

Ferner aus den Alpen:

Orchesella arcuata n. sp., *capillata* Kos 1936 und *quinquefasciata* (Bourl.).

Es war nun für unsere Untersuchung notwendig von jeder Art möglichst viel Material, sowohl lebend, als auch konserviert von den einzelnen Fundorten zu erhalten. Auf diese Weise allein war ein Vergleichen der verschiedenen Stadien und Varianten, die durch Zucht erhalten wurden, mit den im Freien vorkommenden Stadien gleicher Grösse möglich.

Zu diesem Zwecke wurde nun sowohl mit dem Berlese-Tullgren-Trichter[1] als auch mit dem Aspirator gearbeitet. Bei letzterem legten wir in die Auffanggläser leicht befeuchtete Filtrierpapierstreifen ein. So gelang es, Tiere oft mehr als eine Woche in den Fanggläsern zu halten, bevor sie in die Zuchtgläser eingesetzt wurden, was sich namentlich auf längeren Exkursionen im Alpengebiet als besonders nützlich erwies.

Da die verschiedenen untersuchten Formen sich auch im Auftreten und in der Lebensweise unterscheiden und so bei der Züchtung einer anderen Haltung bedürfen, soll hier in erster Linie versucht werden die ökologische Differenzierung näher zu umschreiben. Eine vollständige Fundortsliste jeder Art kann hier nicht gegeben werden und muss auf eine spätere systematische Arbeit zurückgestellt werden.

Das Material von *Orchesella cincta* (Linné) und *villosa* (Geoffr.) stammt durchwegs von einem Fundort. *O. cincta* wurde zusammen mit *villosa*, doch nicht so zahlreich wie diese, in einem Garten in Bottmingen bei Basel an feuchten Stellen unter Holz, abgefallenen Tannennadeln, Steinen und Kies gefunden.

Die Tiere zogen sich gegen den Sommer mit dem Trockenerwerden der besonnten Stellen auf die Nordseite des Hauses, unter krautige Pflanzen an feuchte Stellen zurück. Sie fanden sich zu jeder Jahreszeit, auch im Winter, sogar bei stark gefrorener Erde und unter einer frischen Schneelage. Am Haus (Nordseite) waren unter kleinen Holzstückchen, Tannennadeln und aufgeschichtetem Reisig ausserordentlich viele Tiere vorhanden. Im Freien waren die Tiere steif, aber an die Wärme gebracht, wurden sie schnell lebhaft. Auffallend war, dass es sich bei den cincta-Tieren fast durchwegs um junge, kleine Individuen (vom Zeichnungstypus der var. *unifasciata* Nic., Körpergrösse bis 2 mm) handelte. *O. villosa*

[1] Beschreibungen bei Tullgren (1918), Bonet (1932), Trägardh (1933, 1934), Agrell (1934), Ksenemann (1938 *c*), Gisin (1943) und Salmon (1946).

hingegen war in ausgewachsenen Exemplaren (2,5—4 mm) vorhanden.

Exuvien konnten oft an frischem Holz, wo sie besonders gut auffallen, gefunden werden, Eier hingegen wurden im Freien nie entdeckt. Beobachtungen in den Zuchten lassen vermuten, dass sie nicht an der Oberfläche, sondern in den kleinen Ritzen des Bodens, unter Steinen und in der Erde abgelegt werden. An der Erdoberfläche wären die Eier zu stark den direkten Witterungsverhältnissen, wie der Austrocknung und zu grosser Feuchtigkeit als Folge von Regenfällen, preisgegeben.

Das Zuchtmaterial der *Orchesella cincta*, ssp. *argyrotoxa* Latzel 1918 stammt von feuchten Fundorten der Blauen Weide und Nenzlinger Weide im Basler Tafeljura (zwischen Aesch und Mariastein, 500—600 m). Die Tiere fanden sich auf offenen Weiden von Juracharakter mit eingestreuten Gehölzen, in Südexposition, ohne Siedelungen in der Nähe. Sie konnten zu verschiedenen Jahreszeiten (März bis Oktober) unter den Steinen oder im Gras gefunden werden.

Zur Untersuchung der *Orchesella flavescens* (Bourl.) wurden Elterntiere verwendet, die aus einem engumgrenzten Gebiet stammen. Die schon von Linnaniemi (1907) als Bewohner der Makrophyten bezeichnete Art wurde in einer kleinen, schattigen und feuchten Baumschule von Picea excelsa (ca. 100 m^2) in der Nähe von Bottmingen bei Basel von den jungen, 50—80 cm hohen Bäumchen auf ein Tuch geklopft oder auch beim Durchstreifen der Aeste gekätschert. Zu jeder Jahreszeit konnten dort Tiere verschiedener Grösse angetroffen werden, doch waren während des Winters vorwiegend nur junge, kleine Exemplare (Grösse 1,5—2,5 mm) vorhanden.

Im Gegensatz zu den vorigen Arten lebt *Orchesella bifasciata* Nicolet in feuchtem Moos. Das Zuchtmaterial fanden wir in der Kehlengrabenschlucht bei Mariastein und in der Nähe des Schauenburger Bades bei Liestal. Beide Fundorte liegen im Basler Tafeljura. Die Tiere treten nie in grossen Mengen auf, sondern leben eher vereinzelt. Wir haben sie vom Mai bis in den Dezember gefunden.

Die *Orchesella jurassica* n. sp. ist uns bis jetzt nur aus wenigen Fundorten bekannt. In der Kehlengrabenschlucht bei Mariastein im Basler Tafeljura fand sie sich im Moose *Neckera crispa* Hedwig,

das in dichten Büscheln über die Felsen hängt. Die Tierchen treten zu jeder Jahreszeit in weit grösserer Anzahl als *O. bifasciata* im trockenen Moos auf. Interessant ist, dass im feuchten Moos *Ctenidium molluscum* Mitten, das daneben wuchs, nur *O. bifasciata* gefunden wurden.

Anlässlich einer Exkursion über die Gemmi (Berner Alpen) konnten am 8./9.6.46 kurz nach der Schneeschmelze auf der Passhöhe (2350 m) unter verstreuten Steinen, auf grasbewachsener Unterlage im Windschatten, grössere Mengen der *Orchesella capillata* Kos 1936 gefunden werden. Der Boden war noch sehr feucht (in der Nähe lag noch Schnee) und die Individuen hatten sich wahrscheinlich auf die noch trockeneren Stellen der Steine zurückgezogen.

Eine neue alpine Form, *Orchesella arcuata*, stammt von verchiedenen Fundorten in den Bündner Alpen. Unter losen Steinhaufen ohne direkte Vegetation konnten viele Tiere angetroffen werden. Die Standorte waren wesentlich trockener als derjenige der *O. capillata.*

Die Zuchtexemplare der *Orchesella quinquefasciata* (Bourlet) stammen nicht von einheitlichem Fundort. Die Tiere fanden sich nirgends so zahlreich wie andere Formen. Von folgenden Fundorten haben wir Tiere bezogen:

Gemmipasshöhe, 2350 m, 8.6.46, unter Geröll, feucht, kurz nach der Schneeschmelze, 1 Expl.

Leukerbad, 1300 m, 9.6.46, Strasse nach Inden, im Moos eines überwachsenen Steines, mässig feucht, 1 Expl.

Bölchen, Basler Tafeljura, 1000 m, 14.7.46, in der Nähe des Kilchzimmergatters, trockenes Geröll im Wald, 6 Expl. in Zucht.

Bezüglich des Auftretens im Freien lassen sich die vorliegenden Orchesellen nach ihrer Lebensweise folgendermassen gruppieren:

Art	Biotop		Vertikale Verbreitung
O. villosa	Erdoberfläche	feucht	bis 1200 m
O. cincta	,,	,,	bis 1200 m
O. capillata	,,	,,	2000-2500 m
O. arcuata	Steine	trocken	1800-2500 m
O. quinquefasciata . . .	Geröll	,,	900-2200 m
O. bifasciata	Moos	feucht	bis 1200 m
O. jurassica	Moos (Neckera)	trocken	300-1000 m
O. flavescens	Makrophyten	mässig feucht	bis 2000 m

Eine direkte Beobachtung in der natürlichen Umgebung der Formen stösst im allgemeinen infolge ihrer Kleinheit, der versteckten Lebensweise und ihrer spontanen Fluchtreaktion, vorwiegend bei Lichtreizen, auf Schwierigkeiten. Das Hauptgewicht muss daher auf die Beobachtung gefangener Tiere gelegt werden. Wenn versucht wird den Formen ihre Lebensbedingungen in der freien Natur und ihr Biotop möglichst zu ersetzen, so ist anzunehmen, dass ihre Lebensäusserungen sich nicht sehr von denjenigen ihres Freilebens unterscheiden.

Gegenüber den rein systematisch-faunistischen Arbeiten treten solche über Zucht der Collembolen etwas in den Hintergrund. Immerhin haben sich eine Reihe von Autoren mit ihrer Züchtung abgegeben [1]. Die Erfahrungen dieser Züchter zeigen, dass die Collembolen im allgemeinen ein gewisses Mass an Feuchtigkeit verlangen. Handschin, Strebel, Willem u. a. haben ihre Tiere in Petrischalen, die mit Sand, Filtrierpapier, Erde oder sonst einer der Lebensweise der gezüchteten Form entsprechenden Bodenbedeckung versehen waren, gezüchtet. Hoffmann z. B. verwendete für seine Zuchten mit *Tomocerus flavescens* Tullb., entsprechend ihrem Vorkommen im Freien, feuchtes Laub und Streu.

Versuche die Petrischalen mit Filtrierpapier abzudecken, waren nicht befriedigend. Die für das Gedeihen der Tiere notwendige konstante Feuchtigkeit konnte nur durch öftere Befeuchtung des Filtrierpapiers erreicht werden. Ausserdem bewirkten wahrscheinlich die feinen Fasern des befeuchteten Papieres Reizungen bei den Tieren, sodass bald auf diese Methode verzichtet wurde. Diese Reizungen sind bereits von Ripper (1930) an *Hypogastrura manubrialis* und von Strebel (1932) an *Hypogastrura purpurascens* beobachtet worden. Oft waren die Bewegungen verlangsamt, die

---

[1] Davies 1926, 1928 *a*, Davidson 1931 und Holdaway 1927 (*Sminthurus viridis* L.), Falkenhan 1932 (*Sminthurides aquaticus* Bourl.), Handschin 1928 (*Orchesella cincta* L.), Hoffmann 1911 (*Tomocerus flavescens* Tullb.), Lécaillon 1901 *f* (*Hypogastrura sigillatus* Uzel, *Orchesella villosa* Geoffr., *Tomocerus flavescens* Tullb., *Sira platani* Nic., *Anurida maritima* Gué., *Anurophorus laricis* Nic.), Linnaniemi 1907 (*Hypogastrura purpurascens* Tullb., *Lepidocyrtus paradoxus* Uzel), Philiptschenko 1912 *a* (*Isotoma cinerea* Nic.), Ripper 1930 (*Hypogastrura manubrialis* Tullb., *Hypogastrura armata* Nic.), Strebel 1927, 1929 (*Sminthurinus niger* Lubb., *Sminthurides aquaticus* Bourl., *Lepidocyrtus lanuginosus* Gmelin, *Hypogastrura purpurascens* Lubb., *Folsomia fimetaria* L.), Strebel 1932 (*Hypogastrura purpurascens* Lubb., *Tomocerus minor* Lubb., *Sminthurinus niger* Lubb.), Strebel 1938 *b* (*Tomocerus vulgaris* Tullb.), Willem 1901 *b* (*Proisotoma minuta* Tullb.).

Tiere trippelten an Ort, krümmten sich zusammen, wälzten sich in krampfartigen Bewegungen und gingen oft nach einiger Zeit ein. Zudem war die ständige Befeuchtung mühevoll und die Tiere konnten nicht im durchfallenden Licht beobachtet werden.

Für die Züchtung der Orchesellen und deren Beobachtung mussten nun folgende zwei Punkte in erster Linie berücksichtigt werden:

1. Zuchtgläser und Zuchtraum sollten übersichtlich gestaltet sein und trotzdem eine Aufzucht und Weiterzucht der Formen ermöglichen.
2. Die Züchtung von Einzelindividuen sollte ohne Schwierigkeiten und mit geringer Mortalität ab ovo durchgeführt werden können.

Zudem ist es vor allem wichtig, die Tiere im Zuchtgefäss ständig mit dem Mikroskop beobachten und Messungen ausführen zu können. Um nun jederzeit einen feuchten Raum herstellen zu können, kamen wir angeregt durch die künstlichen Ameisennester auf die Idee gegossene Gipsstückchen als Feuchtigkeitsregulatoren zu verwenden. Sorgfältig gereinigter weisser Modellgips erwies sich für diese Zwecke besonders günstig.

So ergaben sich schliesslich folgende zwei Methoden, welche der Grösse und dem Alter des Untersuchungsmaterials Rechnung tragen:

Zur Aufzucht von Jungtieren wurde ein kleines Zuchtgefäss, das wir uns selbst herstellten, benützt. Sorgfältig und gut abgedrehte, zylinderförmige Messingringe von ca. 4 mm Höhe und einem äusseren Durchmesser von 17 mm wurden je einer mit wenig Kanadabalsam auf einen Objektträger geklebt. Mit einem entsprechenden Glasdeckelchen abgedeckt, erwiesen sich die Gefässe als dicht, auch für die nur 0.3-0.5 mm grossen frischgeschlüpften Jungtiere (Fig. 1). Um einen möglichst gleichmässig feuchten Raum zu erzielen wurde das Gefäss so mit flüssigem Gips gefüllt, dass sich eine Gipsfläche von der Mitte des Bodens zum oberen Rand hinzog. Dadurch blieb die Hälfte des Bodens unbedeckt und die Tiere konnten trotzdem im durchfallenden Licht untersucht werden. Bei nicht zu grosser Wärme und diffusen Licht wurde dieses Gipsstückchen jeden Tag wieder neu befeuchtet,

damit blieb der Feuchtigkeitsgrad im Zuchtglas annähernd konstant. Die Tiere gediehen in diesen Gefässen sehr gut. Die kleinen Zuchtgefässe wurden für Einzelindividuen und Zuchten mehrerer Exemplare während den ersten 30—40 Lebenstagen, sowie zur Isolierung von Eiern benützt.

Zur Weiterzucht von grösseren Tieren wurden Petrischalen verschiedener Grösse verwendet, die zweck-

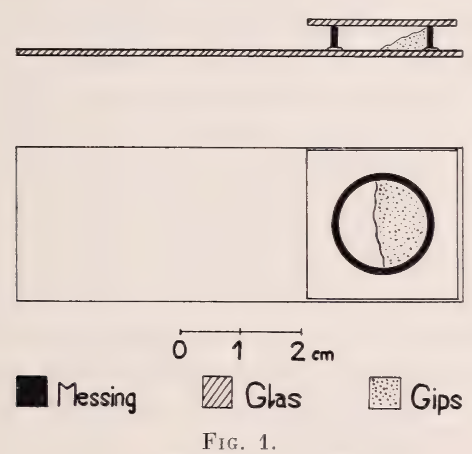


Fig. 1.
Zuchtgefäss für kleine Tiere.
Grundriss und Seitenriss.

mässig mit einer Glasplatte abgedeckt wurden. Da die Tiere oft beim Abheben des Deckels springen, liess sich hier bei Kontrollen usw. die Glasplatte um weniges verschieben und die Tiere blieben dadurch auch ruhiger. Auch hier wie bei den kleinen Zuchtgefässen, besassen die Schalen keine Bodenbedeckung. Im feuchten Raum bot der Glasboden den Tieren beim Gehen keine Schwierigkeiten, nur in trockenen Schalen konnten sie sich nicht gut fortbewegen. Die für die Tiere notwendige Befeuchtung wurde mit quaderförmigen Gipsblöckchen erreicht, die je nach der Grösse der Petrischalen verschieden waren [1]. Die Blöckchen mussten auf allen Flächen glattgestrichen werden, um jungen Tieren keinen Unterschlupf und den Eiern kein Versteck zu bieten. Die neben den Gips-

[1] Für Gläschen von 70-100 mm ø und 12-14 mm Höhe: Blöckchen von 25 × 25 mm und 3-5 mm dick. Für kleinere Gläschen genügen entsprechend kleinere.

stückchen noch übrige Bodenfläche war immer noch gross genug, um die Tiere im durchfallenden Licht beobachten zu können.

Um den gezüchteten Formen angenähert gleiche Lebensbedingungen wie in der Natur zu geben, wurden die Tiere nicht in konstanter Temperatur aufgezogen. Die Zuchttiere waren deshalb im Laufe ihrer Lebenszeit Temperaturschwankungen von + 9° bis + 25° C unterworfen.

Die grossen Zuchtgläser mussten ca. jeden Monat, die kleineren etwa alle 14 Tage von den durch die Nahrung eingebrachten und sich unter dem Einfluss des hohen Feuchtigkeitsgehaltes stark vermehrenden Schimmelpilzen gereinigt werden. Zu diesem Zwecke mussten die Tiere in ein neues, sauberes Glas umgesetzt werden. Das Umsetzen selbst erforderte etwas Geschicklichkeit. Grosse Tiere wurden mit einem Pinsel zum Springen gebracht, sodass sie meistens in eine vorgehaltene Glastube sprangen, woraus sie leicht in ihr neues Gefäss geschüttelt werden konnten. Diese äusserst einfache Art versagte aber bei kleinen und frisch ausgeschlüpften Exemplaren. Die Jungen springen einmal wahlloser und dazu sind sie äusserst klein und damit schwer sichtbar. Hier wurde nun zum Umsetzen mit sehr gutem Erfolg der Aspirator benützt, wie er zum Sammeln Verwendung fand.

Als Nahrung verwendeten wir mit gutem Erfolg die Alge *Pleurococcus*. Im Allgemeinen gingen die Tiere die Nahrung gerne an. Zurechtgeschnitzte Rindenstückchen (damit die Exuvien gut beobachtet werden konnten), die mit einem dichten Ueberzug dieser Algen besetzt waren, wurden in die Zuchtgläser gebracht. In Zuchten mehrerer Individuen geschah es oft, dass der Algenbelag auf den Rindenstückchen total abgeweidet wurde bis die braunschwarze Rinde hervortrat. In Einzelzuchten musste aber jeweilen die Rinde vorher ersetzt werden, da sich nach 2-3 Wochen infolge der hohen Feuchtigkeit Schimmelpilze ansetzten.

III. DIE EIER

Im Freien sind Eier bis heute von den Autoren nur wenig beobachtet worden. Philiptschenko (1912 und 1912 *a*) und Handschin (1919) haben gelegentlich zufällige Beobachtungen mitgeteilt. Davidson (1931, 1932 *b* und 1933 *b*), Davies (1926 und

1928 *a*), Falkenhan (1932), Holdaway (1927), Ripper (1930) und Strebel (1929 und 1938 *b*) machen Angaben über Eientwicklung, Eigrössen und Eiablage bei verschiedenen Collembolenarten. Über die Eier von *Orchesellen* berichten nur Lécaillon (1901 *f*) und Handschin (1928). Sie beobachteten Eiablagen in Zuchten und verfolgten die Entwicklung der Formen.

Während seiner Embryonalentwicklung macht das Ei nun bestimmte Veränderungen durch, die bei *Orchesella cincta* in ihren Grundzügen schon von Nicolet (1841, Pl. 1, Fig. 22-27) festgehalten worden sind. Nach der Ablage sind die Eier kugelförmig, sie wachsen während der ersten Tage dauernd. Infolge dieses Wachstums, hauptsächlich aber durch die Vorstülpung des Dorsalorgans erweist sich nun am 2.—4. Tag (je nach Temperatur) das Chorion als zu klein. Es springt auf und legt sich polkappenartig über die neuentstandene sekundäre Eihülle (Chorionsprung). Diese weist im breiten ringförmigen Raum zwischen beiden Polkappen borstenartige Gebilde auf. Der gegenüber dem übrigen Ei etwas dunklere Keimstreif wird nun bereits sichtbar und dazu treten auch die zwei zuerst schwach orangeroten, später bis dunkelbraun werdenden Augenflecken hervor. Wenige Tage später sind auch die beiden Antennen als schwach violette Gebilde zu beobachten. Sodann dunkelt das Ei ein und wird violettlich; die Bildung des Embryos ist soweit vorgeschritten, dass er in kurzer Zeit schlüpfen kann. Die Entwicklung dieser Phasen ist bei sämtlichen von uns beobachteten Formen gleich.

Bei den von uns gezüchteten Arten *cincta*, *villosa* und *flavescens* konnten Eiablagen in Zuchten bei Tieren mittlerer bis maximaler Grösse jeweilen in ein paar Tagen nach dem Einbringen in die Zuchtgläser beobachtet werden. Wesentlich schwieriger war es allerdings Eiablagen bei *bifasciata*, *capillata*, *jurassica* und *quinquefasciata* zu erhalten. Sicher stand dies im Zusammenhang mit den Zuchtverhältnissen, die bei diesen Arten zu wünschen übrig liessen. In einer Zucht mehrerer Exemplare von *Orchesella quinquefasciata* fanden sich 7 Tage nach dem Einbringen ungefähr 20 Eier. Von *capillata* waren eine grössere Anzahl Eier im Fangglas vorhanden. Obschon die Tiere weiter nicht isoliert oder gestört wurden, legten sie in Zucht doch keine weiteren Eier mehr ab. *Orchesella bifasciata* und *jurassica* waren ebenfalls nur schwer zur Ablage zu bringen.

Im allgemeinen sind die frisch abgelegten Eier sehr empfindlich

gegen Trockenheit. Bereits das Übersetzen frischer Eier mit dem Pinsel durch die trockene Luft aus einem feuchtigkeitsgesättigten Gläschen ins andere verursacht Schrumpfen und damit Eingehen derselben. Nach dem Chorionsprung sind die Eier allgemein weniger empfindlich gegen Trockenheit und auch gegen zu starke Feuchtigkeit solange sie nur kürzere Zeit (1—2 Tage) darin verweilen. Sie ertragen sogar stärkere Trockenheit als die Tiere selbst, wie dies übrigens bereits RIPPER (1930) an *Hypogastrura manubrialis*, STREBEL (1932) an *Hypogastrura purpurascens* und FALKENHAN (1932) an *Sminthurides aquaticus* festgestellt haben.

Das Schlüpfen aus dem Ei konnte zu verschiedenen Malen beobachtet werden. Am Ei sind vorgängig keine Bewegungen des Embryos zu sehen. Doch hat das Ei seit der Ablage andere Gestalt und Farbe angenommen, wie bereits weiter oben geschildert wurde. Plötzlich reisst die Schale am Aequator auf, zuerst kommt der Kopf, resp. die Antennen zum Vorschein, dann streckt sich das ausschlüpfende Jungtier etwas. Durch krümmende Bewegungen gelangt es schliesslich aus der Hülle heraus. Die Furka ist noch ausgestreckt und wird erst nach einigen Bewegungen eingeklappt. Anfangs ist das Tier in seinen Bewegungen noch etwas unbeholfen. Die noch feuchten Borsten liegen dem Körper einige Zeit an.

Die Entwicklungszeit der Eier ist bei den untersuchten Formen je nach der Temperatur verschieden. Von *Orchesella cincta*, *villosa* und *flavescens* gibt Tabelle 1 eine Anzahl Entwicklungszeiten wieder. Von den übrigen gezüchteten Formen sind nur wenige Angaben vorhanden. Die Embryonalentwicklung dauert bei *cincta und villosa* je nach der Temperatur 6—23 Tage. *Orchesella bifasciata*, *capillata*, *flavescens*, *jurassica* und *quinquefasciata* zeigen bei 18—24° C eine Entwicklungszeit von 8—10 Tagen. Von den letztgenannten Arten konnten nur wenige Daten erhalten werden.

Der Chorionsprung erfolgte bei allen Arten ungefähr zur gleichen Zeit. Er tritt nach $^1/_4$—$^1/_3$ der Zeit der gesamten Embryonalentwicklung ein (Tabelle 1). Das Sichtbarwerden der Antennen und des Augenpigmentes lässt sich zeitlich schwerer fixieren, da die Intensität der Färbung Schwankungen unterworfen ist, welche den Zeitpunkt des Auftretens nicht immer genau festlegen lassen.

TABELLE 1. — *Abhängigkeit der Eientwicklung von der Temperatur.*

O. cincta.

Ablage	Chorion-sprung. Tage	Augen Tage	Ant. Tage	Schlüpftag	Embr. entw.	Temp. °C
3.1	4			24.1	21	12-13
12.1	5	10	11	28.1	16	13-14
20.1	4	10		5.2	16	14-15
24.1	4	8		8.2	15	15
17.1	4	11		31.1	14	14-15
17.4				29.4	12	15-16
15.8				24.8	9	21
5.6				14.6	9	22-23
6.7				14.7	8	24
18.6				25.6	7	24-25
17.7	1	3		23.7	6	23-24
18.7	1	4		24.7	6	23-24

O. villosa.

Ablage	Chorion-sprung. Tage	Augen Tage	Ant. Tage	Schlüpftag	Embr. entw.	Temp. °C
12.1	6	13	16	3.2	22	12-13
28.12				15.1	18	12-13
14.12	3			31.12	17	13-14
4.2	6			20.2	16	15-16
3.2	3			16.2	14	15-16
22.3	4			4.4	13	17-18
1.2	4			14.2	13	15-16
25.1	3	8	10	7.2	13	14-15
8.1		5	9	20.1	12	15-16
22.2	5			6.3	12	16-17
22.6	3			1.7	9	24-25
31.8	2			8.9	8	22
20.8	3	5		28.8	8	22
10.8		4		17.8	7	21-22
24.7	2			30.7	6	24
31.8	2			6.9	6	22

O. flavescens.

Ablage	Chorion-sprung. Tage	Augen Tage	Ant. Tage	Schlüpftag	Embr. entw.	Temp. °C
4.2	4	9	11	17.2	13	15-16
2.5	3	7		11.5	9	17-18
2.7				10.7	8	23-24

Eigrösse und Eiwachstum.

Die frisch abgelegten, gelblichweissen Eier sind kugelförmig und besitzen bei *cincta*. *flavescens*, *quinquefasciata* und *villosa* ungefähr den gleichen Durchmesser von 0,20—0,25 mm. *Orchesella bifasciata*, *capillata* und *jurassica* haben einen Eidurchmesser von 0,17—0,18 mm. In den ersten Tagen wechselt die Farbe ins reingelbe und zugleich wachsen *cincta*, *flavescens*, *quinquefasciata* und *villosa* zu einem Durchmesser von 0,27—0,30 mm, *bifasciata*, *capillata* und *jurassica* zu einem solchen von maximal 0,23—0,25 mm an.

Mit dem Erreichen dieser maximalen Werte tritt der Chorionsprung ein. Nach diesem wurden die Eier wieder etwas heller gelblich, um dann im Laufe der weiteren Entwicklung aber erneut stark einzudunkeln. Kurz vor dem Schlüpfen besitzen die Eier der *Orchesella cincta*, *bifasciata*, *jurassica*, *quinquefasciata* und *villosa* eine violettschwärzliche Farbe. Die Eier der *capillata* und der *flavescens* dunkeln nie so stark ein wie die der anderen Formen, was mit der eher schwachen Pigmentierung der ausschlüpfenden Jungtiere zusammenhängen mag.

Die Verschiedenheiten der Eigrössen sind im übrigen in Zusammenhang mit der Grösse der Adulttiere. So zeigen die *Orchesella flavescens*, *quinquefasciata* und *villosa* grosse, *cincta* als Zwischenform besitzt etwas kleinere Eier. Kleine Eier entsprechend ihrer maximalen Körpergrösse haben dann *bifasciata*, *capillata* und *jurassica*.

Die Figuren 2—4 sollen noch das Eiwachstum der *O. cincta*, *flavescens* und *villosa* illustrieren. Bei den einzelnen Punkten handelt es sich jeweilen um Mittelwerte, die Messungen von 15—20 Eiern entnommen sind. Deutlich wird hier das wahrscheinlich kontinuierliche Wachstum vor dem Chorionsprung. Nach dem Chorionsprung findet kein Wachstum mehr statt. Die verschiedene Steilheit dieser Wachstumskurven rührt von den verschiedenen Zuchttemperaturen her, unter denen die Eier der einzelnen Arten rein zufällig aufgezogen wurden.

Vergleichen wir alle diese Daten mit denen, die bei anderen Collembolen gefunden wurden. Es fällt einmal auf, dass *Hypogastrura* nach Angaben von Ripper (1930) und Strebel (1929

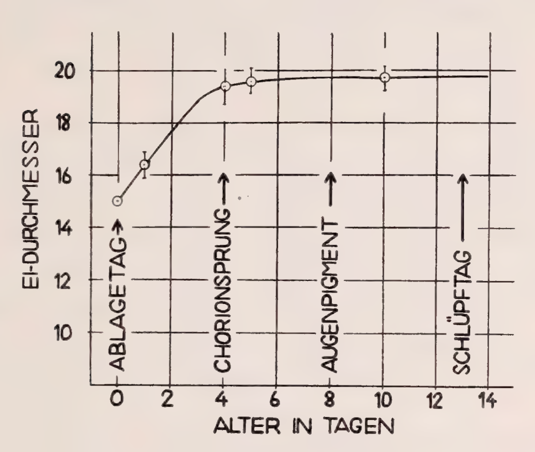


Fig. 2.

Wachstum der Eier eines Geleges (15 Eier) von *Orchesella villosa.* (Eidurchmesser in Mikrometereinheiten, 10 Einheiten = 0,152 mm.)

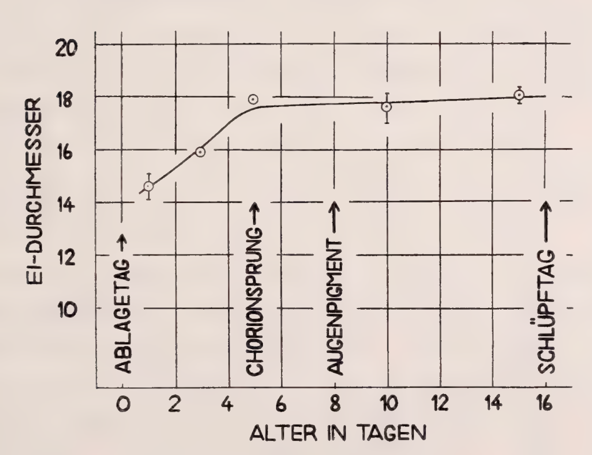


Fig. 3.

Wachstum der Eier eines Geleges (20 Eier) von *Orchesella cincta.*

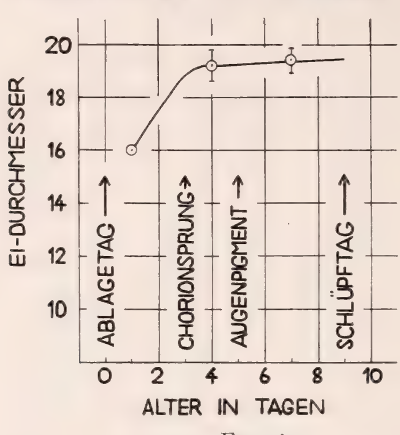


Fig. 4.

Wachstum der Eier eines Geleges (15 Eier) von *Orchesella flavescens*.

und 1932) eine wesentlich längere Embryonalentwicklung von 19—36 Tagen besitzt. Ähnliche Zeiten wie bei *Orchesella* finden wir nach Handschin (1928) bei *Entomobrya* und *Onychiurus* und nach Strebel (1938 *b*) bei *Tomocerus vulgaris*, die eine Entwicklungszeit von 8—15 Tagen besitzen. Für *Sminthurinus niger* gibt Strebel (1929) eine Embryonalentwicklung von 10—14 Tagen an, während Falkenhan (1932) für *Sminthurides aquaticus* 4—8 Tage (bei Überwinterung bis 5 Monate) gefunden hatte. Wesentlich andere Angaben machen Davidson (1931, 1932, 1933) und Davies (1926, 1928 *a*) über *Sminthurus viridis*. So findet Davidson (1931) neben weiteren Angaben bei einer Temperatur von 25° eine Entwicklungszeit von 8 Tagen, bei 20° C eine solche von 10 Tagen und bei 12° eine solche von 26 Tagen.

Nach diesen Angaben über die Entwicklungsdauer einiger weniger Formen scheint festzustehen, dass *Hypogastruriden* eine wesentlich grössere und *Sminthuriden* eine kleinere, oder auch ähnliche Entwicklungszeit wie die *Orchesellen* besitzen. Die mit *Orchesella* näher verwandten Formen *Entomobrya*, *Isotoma* und *Onychiurus* zeigen wahrscheinlich ähnliche Entwicklungszeiten wie *Orchesella*.

IV. EINTRITT DER GESCHLECHTSREIFE EIABLAGE

Die bisherigen Beobachtungen über die postembryonale Entwicklung der Collembolen zeigen, dass mit dem Erlangen der Geschlechtsreife das Wachstum der Formen noch nicht abgeschlossen ist und dass die Häutungen nach der Eiablage auf beliebige, unbestimmte Zeit weitergehen. Die Collembolen unterscheiden sich darin also von allen übrigen Insekten, bei welchen das Erreichen des Adult- oder Imaginalstadiums zugleich den Abschluss des Wachstumsprozesses und das Erreichen der Geschlechtsreife darstellt. Deshalb wird im Folgenden zwischen zwei Wachstumsphasen unterschieden, von denen die erste vom Schlüpftage bis zum Erreichen der Geschlechtsreife, also zur ersten Eiablage sich erstreckt und als Juvenilphase bezeichnet wird. Nach dieser tritt das Tier in die Adultphase ein, welche zeitlich durch den Tod des Individuums begrenzt wird. In dieser Adultphase geht das Wachstum der Formen weiter und zudem sind sie auch morphologisch noch gewissen Veränderungen unterworfen, die später gewürdigt werden sollen.

Da die Dauer der Entwicklungsprozesse sehr stark von der Aussentemperatur abhängig ist, war auch vorauszusehen, dass die Dauer der Juvenilphase bei den verschiedenen Individuen nach der Jahreszeit variieren werde. Es war daher interessant einmal festzustellen, in welcher Körpergrösse und in welchem Häutungsstadium die Eiablagen erfolgen, d. h. in welchem Alter und Häutungsstadium die Orchesellen Geschlechtsreife erlangen. Wenn nun auch die Zuchten nicht unter dem Einflus konstanter Temperatur ausgeführt wurden, so entsprechen doch die in Zimmertemperatur vorgenommenen Kontrollen, verglichen mit solchen die der Aussentemperatur ausgesetzt wurden, diesen Regeln. Eiablagen wurden in Massenzuchten vom Frühling bis in den späten Herbst beobachtet. Das Erreichen der Geschlechtsreife und das Eintreten in die Periode der Fortpflanzung scheint somit nicht an eine spezielle Jahreszeit gebunden zu sein und dürfte im Freien vielleicht nur während der Wintermonate nicht stattfinden.

Aus unserem Material stehen nun gute Beobachtungen von *O. villosa* und *cincta*, sowie einige Daten über flavescens zur Verfügung. Aus ihnen geht hervor, dass alle drei Arten ähnliche, wenn nicht sogar gleiche Juvenilphasen besitzen. Die Tabellen 2 und 3 zeigen die Juvenilphasen einer Anzahl Tiere aus Zuchten von *O. villosa* und *cincta.*

Bei *Orchesella villosa* wurde bei einer mittleren Temperatur von 22—23° C die Geschlechtsreife nach 30—50 Lebenstagen und

TABELLE 2.

Uebersicht der Juvenilphasen einiger Zuchten von O. villosa.

Zucht Nr.	Schlüpftag	Dauer der Juvenilphase Tage	1. Eiablage	Erreichte Körpergrösse mm	Häutungen	Weitere Eiablagen	Individuen ♀
1	17.8	33	19.9		11-12	28.12, 24.1 23.2, 28.2 22.3	2
2	25.6	37	1.8			27.12, 20.2 8.3	3
3	9.7	43	21.8			9.9	
4	5.6	45	20.7			13.8, 21.8 31.8, 12.9	2
5	15.5	47	1.7	2,4-2,7	10-11	—	1
6	26.6	50	15.8			25.9	
7	30.6	51	20.8				
8	4.5	61	4.7	2,7-3	12-13		7
9	26.6	66	31.8			9.9	2
10	20.7	70	28.9				
11	2.2	70	13.4	2,4-2,7	11		1
12	13.3	96	15.6	2,6-2,9	12-13		3
13	22.9	132	1.2		13-14		7

nach der 10—13. Häutung erreicht (Monate Mai-August, Tabelle 2). Während der Wintermonate hingegen dauerte bei einer mittleren Temperatur von 10—12° C die Juvenilphase 130—180 Tage. Bemerkenswert ist dabei, dass das Erreichen der Geschlechtsreife in beiden Fällen an das 10.—13. Häutungsstadium gebunden ist. Dieses allein und nicht die Zeitdauer ist also für den Eintritt der Geschlechtsreife massgebend. Auch hinsichtlich der Körpergrösse zeigen die älteren Wintertiere keinen Unterschied den Sommertieren gegenüber. Beide erreichen mit 10—13 Häutungen eine Körpergrösse von 2,3—2,9 mm, was eigentlich zu erwarten ist, da die

Stufen des Grössenwachstums bei den Insekten jeweilen durch die einzelnen Häutungen begrenzt werden. Die maximalen Ausmasse sind also mit anderen Worten durch die maximale Dehnungsmöglichkeit des Chitinpanzers schon direkt nach der Vollendung der Häutung für die ganze folgende Lebensphase bedingt.

TABELLE 3.

Uebersicht der Juvenilphasen einiger Zuchten von O. cincta.

Zucht Nr.	Schlüpftag	Dauer der Juvenilphase Tage	1. Eiablage	Erreichte Körpergrösse mm	Häutungen	Weitere Ablagen	Individuen ♀
1	16.7	37	22.8				
2	20.4	43	2.6	2,3-2,6	10-12		8
3	17.5	44	27.6	2,3	10		3
4	7.6	45	22.7	2,3-2,5	10		1
5	10.5	46	25.6	2,4-2,9	10		1
6	17.5	51	7.7			15.7, 15.8	5
7	27.4	53	19.6				1
8	18.5	54	11.7				
9	10.6	61	10.8	2,6		25.8	
10	20.3	62	27.5	2,4-2,9	11-12		
11	5.4	67	12.6				
12	14.2	68	23.4		11		
13	10.6	72	21.8	3,0			
14	15.3	81	4.6	2,4-3,2			
15	18.5	81	7.8			23.8	
16	7.4	83	29.6	2,1-2,6	12		
17	25.9	144	26.2			11.3, 28.3	
18	16.9	157	20.2	2,7-3,0			
19	25.9	157	1.3		10		
20	18.9	161	26.2	2,8			
21	20.8	176	12.2	2,7-2,9	15		
22	25.9	184	28.3			7.5	

Ganz ähnlich wie *Orchesella villosa* verhält sich *cincta*. Bei ihr erstreckt sich in Sommerzuchten die Juvenilphase über 40—60, im Winter über 160—170 Tage. Dabei sind 10—12 Häutungen notwendig und die Grösse der geschlechtsreifen Tiere schwankt zwischen 2,3 und 2,7 mm (Tabelle 3).

Von *Orchesella flavescens* liegt eine einzige, durchgehende Zucht vor. Die Geschlechtsreife wurde nach 51 Tagen oder 12—14 Häutungen erreicht. Die Körpergrösse entsprach dabei vollständig derjenigen von *cincta*.

Von anderen Collembolenarten teilen STREBEL (1929) und FALKENHAN (1932) über das Alter der geschlechtsreifen Tiere mit, dass *Sminthurinus niger* und *Sminthurides aquaticus* im Alter von 2—4 Wochen zur Eiablage schreiten. Aehnliche Zahlen geben HOLDAWAY (1927), DAVIES (1928 *a*) und DAVIDSON (1931) für *Sminthurus viridis an.* Nach Strebel (1929) beginnt *Hypogastrua purpurascens* nach 6—7 Wochen mit der Eiablage.

Als besonders wichtig darf die Feststellung gelten, dass Eiablagen nur in solchen Zuchten erfolgten, bei denen Männchen anwesend

TABELLE 4.

Eiablagen einer Zucht von Orchesella villosa (1 ♂ + 2 ♀).

Ablagen		Lebenstage	Anzahl der Häutungen pro Tier	Häutungs-stadium
Schlüpftag . .	17.8			
1. Ablage . .	19.9	33	10-12	10.-12
2. Ablage . .	28.12	133	11	21.-23
3. Ablage . .	24.1	160	1-2	22.-25
4. Ablage . .	13.2	180	2	24.-27
5. Ablage . .	28.2	195	2-3	26.-30
6. Ablage . .	22.3	217	2	28.-32
Tod	13.6	300		34.-36

waren. Dabei gingen in Einzelzuchten, wo jeweilen nur ein Männchen und ein Weibchen gehalten wurden, die Tiere fast regelmässig nach der Eiablage ein. Wurden aber einem Männchen mehrere Weibchen beigegeben, so legten sie hintereinander in verschiedenen Zeitabständen Eier ab. Die folgende Tabelle 4 gibt die Ablage einer Zucht von *Orchesella villosa* wieder.

Aus der Zusammenstellung (Tabellen 2—4) geht hervor, dass pro Weibchen mit durchschnittlich 2—4 Ablagen gerechnet werden kann. Zwischen dem 30.9 und dem 30.10 war in der in Tabelle 4 dargestellten Zucht ein Beobachtungsunterbruch eingetreten, sodass zu dieser Zeit wohl eine weitere Ablage erfolgt sein könnte. Bei der 2. Ablage könnte es sich der Anzahl der abgelegten Eier um eine Eiablage beider Weibchen handeln. In einem anderen Fall von zwei Weibchen in einer Zucht erfolgten total 6 Ablagen.

Aehnliche Verhältnisse konnten wir auch bei *O. cincta* feststellen. In einer Zucht konnte ein einzelnes Weibchem bei drei Eiablagen

beobachtet werden. Mehr Eiablagen konnten nicht festgestellt werden, sodass auch bei *cinta* mit 2—3 Ablagen pro Weibchen gerechnet werden muss.

In Zuchten mehrerer Exemplare lassen sich die Häutungen nicht immer bestimmten Tieren zuteilen, deshalb ist eine genaue Angabe der Häutungszahl zwischen zwei Ablagen heute noch nicht möglich. Ungefähre Angaben können aber bereits gemacht werden. Nach der obigen Tabelle 4 betragen die Abstände zwischen zwei Ablagen eines Weibchens 3—5 Häutungen. Ähnliche Zahlen konnten auch in anderen Zuchten von *O. cincta* und *villosa* beobachtet werden.

In den Zuchten scheint der Einfluss der Temperatur auf die Ablage der Eier direkt gering zu sein. Wir konnten Ablagen in unseren Zuchten vom Dezember bis in den October feststellen, einzig von Mitte Oktober bis Mitte Dezember unterblieb die Eiablage. Diesem Unterbruch darf aber keine allzu grosse Bedeutung beigemessen werden, denn sehr wahrscheinlich waren zu dieser Zeit keine geschlechtsreifen Tiere in den Zuchten.

Auch im Freien dürften sehr wahrscheinlich Eiablagen vom Frühling bis in den Herbst stattfinden, denn wir konnten in der Umgebung von Basel und im Basler Tafeljura vom April bis in den November kleine, junge Tiere finden. Nach unseren Zuchterfahrungen scheint es, dass auch im Freien die Ablagen jederzeit und nicht zu bestimmten periodischen Abständen erfolgen. Wenn wir auch die in unseren Zuchten erhaltenen Resultate nicht mit dem natürlichen Vorkommen und Geschehen im Freien gleichsetzen wollen, so glauben wir doch, dass eine strengere Periodizität der Eiablage und des Auftretens der Jungtiere durch die gänzlich anderen klimatischen Verhältnisse bedingt wird. Dabei zeigt sich sicher namentlich beeinflusst durch die sich verschiebende Wachstumsgeschwindigkeit und der damit in Verbindung stehenden verschiedenen Reifezeit, ein quantitatives und qualitatives Verschieben der Menge.

Agrell (1941) hat eine ganze Anzahl Collembolenarten auf ihr phänologisches Auftreten hin untersucht. Er gelangt zum Schluss, dass die meisten Arten in ihrem Auftreten eine deutliche Periodizität zeigen, sodass in den von ihm untersuchten alpinen Gebieten Arten mit nur einer und andere mit zwei jährlichen Generationen unterschieden werden können. Der Zeitpunkt des

Auftretens einer neuen Generation steht fest und ist abhängig vom Zeitpunkt der schneefreien Periode. Die meisten untersuchten Arten überwintern nach Agrell sowohl als Eier wie als mehr oder weniger vollentwickelte Tiere.

Eine Periodizität im Auftreten von Jungtieren der *Orchesellen* in tieferen Lagen ist nach unseren Funden weniger auffällig, denn es überwintern Tiere verschiedener Grösse. Über das Auftreten in höheren Lagen können wir auf Grund der zeitlich wenig auseinanderliegenden Funde nichts aussagen. Sicher steht fest, dass Tiere von *O. quinquefasciata* und von *O. arcuata* überwintern, denn wir fanden bereits wenige Tage nach der Schneeschmelze grosse Tiere dieser beiden Arten.

Die abgelegten Eier verlangen für ihre weitere Entwicklung ein gewisses Mass an Feuchtigkeit. So wurden sie jeweilen in der Nähe feuchter Gegenstände gefunden. Die Ablage erfolgte in den meisten Fällen auf das Gipsstückchen, oft auch zwischen Gips und Zuchtglasboden oder in Ritzen und Löcher im Gips. War der Gips zu stark befeuchtet, so fanden sich die Eier abseits des Gipsblockes, meistens zwischen einzelnen Kotballen befestigt. In keinem Falle beobachteten wir aber, dass die Eier mit Kot überdeckt wurden, wie das Davidson (1931) von *Sminthurus viridis* berichtet. Auch waren die Eier selten zu Gelegen vereinigt, sondern meist einzeln oder zu 2—5 Stück perlschnurähnlich angeordnet beieinander.

Die Eizahl bewegt sich in gewissen Grenzen. So zählten wir bei *O. villosa* pro Gelege eines Weibchens 22—27, bei *cincta* 22—30 Eier. Diese Zahl dürfte auch für die übrigen Formen schon im Hinblick auf die geringe Körpergrösse massgebend sein. Auf Grund der Anzahl der Gelege eines Weibchens kann mit einer Durchschnittsablage von 60—80 Eiern pro Weibchen gerechnet werden.

Copulationsvorgänge sind bisher bei Collembolen selten beobachtet worden. Copula haben Lemoine (1882) von *Sminthurus fuscus*, Lie-Pettersen (1899) von *Sminthurus novemlineatus*, Willem (1925 *b*) von *Archisotoma besselsi* und neuerdings Strebel (1932) und Falkenhan (1932) von *Sminthurides aquaticus* beschrieben. Das Männchen wird dabei vom Weibchen während Stunden an den Antennen aufgehängt herumgetragen. Nach einiger Zeit findet eine Copula statt, bei der das Männchen sein Sperma mit

der Schnauze in die weibliche Geschlechtsöffnung einführt. Die Begattung kommt aber nur bei Formen mit Greifantennen wie sie Sminthuriden zum Teil besitzen in Frage.

Strebel (1932 und 1938 *b*) hat weder bei *Hypogastrura* noch bei *Tomocerus* einen ähnlichen Vorgang beobachtet. Trotz der vielen täglichen Kontrollen unserer Zuchten ist auch uns bei den *Orchesellen* ein Copula-ähnlicher Vorgang nicht aufgefallen. Ebenso gelang es uns nie Eiablagen zu beobachten.

In der Literatur sind leider nur wenige Angaben über die Juvenilphase und die Eiablage anderer Collembolenformen vorhanden. Falkenhan (1932) beobachtete bei *Sminthurides aquaticus* Ablagen nach der 4.—5. Häutung und einer Juvenilphase von 20—30 Tagen. Allerdings stellt er bei seinen Formen auch nur 7 Häutungen während des Lebens fest. Strebel (1938 *b*) findet bei *Tomocerus* über den Winter eine Juvenilphase von 5—7 Monaten. Nach Angaben von Ripper (1930) und Strebel (1932) besitzt *Hypogastrura purpurascens* und *manubrialis* eine Juvenilphase von 5—7 Wochen.

In früheren Arbeiten wurde auf die Möglichkeit der Parthenogenese bei Collembolen öfters hingewiesen. Der Mangel an sekundären Geschlechtsmerkmalen bei den meisten Collembolen hat sicher viel zu solchen Annahmen beigetragen. Doch ist bis heute keine einziger Fall von Parthenogenese bei Collembolen belegt worden. Strebel (1932 und 1938 *b*) lehnt nun diese Fortpflanzungsmöglichkeit nach seinen Beobachtungen entschieden ab. Durch seine Untersuchungen an *Tomocerus vulgaris* kommt er zum Schluss dass Parthenogenese bei dieser Art nicht in Frage komme, da bei ca. 8 einzeln gehaltenen Weibchen nie eine Eiablage festgestellt wurde. Bei den vielen Exemplaren verschiedener Arten, die wir nun ab ovo aufgezüchtet haben, sind uns nur zwei Fälle einer Eiablage einzeln gehaltener Exemplare aufgefallen.

Ein Exemplar von *Orchesella villosa*, das seit seinem 30. Lebenstag allein war, legte nach 189 Lebenstagen und 26 Häutungen bei einer Körpergrösse von 4,2 mm eine Anzahl Eier ab. Die Eier entwickelten sich normal, hingegen gingen die ausgeschlüpften Jungen nach wenigen Tagen ein. Eine Befruchtung in den ersten 30 Lebenstagen kommt kaum in Frage, da das Tier im Zeitpunkt des Beisammenseins noch sehr klein war und erst wenige Häutungen

hinter sich hatte. Auch wird die Geschlechtsreife ja erst nach 12—14 Häutungen erreicht, während das vorliegende Tier sich im Zeitpunkt der Isolierung erst im 4. Häutungsstadium befand. Wenn hier eine allfällige prämature Copulation anzunehmen wäre, d. h. wenn die Receptacula sich mit Sperma gefüllt hätten, so wären sie als ectodermale Einstülpungen sicher im Laufe der zahlreichen Häutungen automatisch entlehrt worden.

Ebenso legte ein Tier von *Orchesella cincta*, das seit seinem 17. Lebenstag (3. Häutung) allein war, am 107. Lebenstag (also nach 16 Häutungen) wenige Eier ab, die sich aber nicht entwickelten. Ein Chorionsprung trat nicht ein und bald zerfielen die Eier, obschon Schimmelpilze von ihnen ferngehalten wurden.

Über die Lebensfähigkeit der Jungen und Eier dieser beiden Tiere etwas bestimmtes auszusagen, ist nicht möglich. Doch müssen wir konstatieren, dass auch bei normal befruchteten Eiern im allgemeinen viele Tiere ausschlüpfen. Von ihnen sind aber immer nur wenige Prozent lebensfähig oder erreichen die Geschlechtsreife.

Nach diesen Daten dürfen wir annehmen, dass falls Parthenogenese bei *O. cincta* und *villosa* vorkommt, sie sicher als fakultativ anzusehen ist.

V. DIE HÄUTUNG

Der Häutungsvorgang konnte mehrfach verfolgt und dabei die Beobachtungen von Strebel (1932 und 1938 *b*) und von Falkenhan (1932) bestätigt werden. Folgende Veränderungen sind als Einleitung zur Häutung zu beobachten: Das Tier sitzt wenige Tage vor der Häutung, ohne Nahrung aufzunehmen, unbeweglich im Glas. Diese Ruhezeit kann je nach der Temperatur 1—3 Tage dauern. Zu dieser Zeit gestörte Tiere springen nur ungern und verlassen oft nicht einmal ihren Platz, wenn sie mit dem Pinsel gereizt werden. Während dieser Ruhe löst sich die alte Haut von der neuen Körperdecke los und ebenso wird der Vorder- und der Enddarm mit neuem Chitin ausgekleidet. Man kann jeweilen an den Beinen und Antennen, die sich zurückziehenden Gliedmassen wie in einem Futterale steckend, beobachten.

Auch sind in den letzten 1-2 Tagen vor der eigentlichen Häutung die Tiere an einer eigentümlichen Zeichnung an Kopf und Körper

zu erkennen. Alle von uns gezüchteten Orchesellen zeigen zwischen alter und neuer Cuticula, unter der bereits abgehobenen alten Haut, sich über den ganzen Körper ziehende Strähnen von schwarzen Borsten. Während eine schmale dorsale, mediane Partie des Körpers frei von diesen Borsten ist, ist der übrige Rücken mit den schräg nach aussen verlaufenden Büscheln von Borsten bedeckt. Es handelt sich hier um die grossen Spatelborsten der neuen Haut, die unter der jetzt abgehobenen alten Chitinhaut entstanden sind. Dieses Borstenbild, der von der neuen Cuticula gebildeten Borsten kurz vor der Häutung, konnte bereits an Jungtieren vor deren erster Häutung festgestellt werden.

Die Abstossung der Exuvie vom Körper, der eigentliche Häutungsvorgang, vollzieht sich sehr rasch und zeigt bei allen beobachteten Formen den gleichen Verlauf. Kopf und Thorax werden einige Male aufgebäumt, dabei platzt die Haut in der Gegend des Pro- und Mesothorax. Der Kopf wird in diesem Augenblick nach unten gedrückt und die Antennen, Beine und Furka auf der Bauchseite nach hinten ausgestreckt. Mittlererweile hat sich die Haut in der Medianen weiter geöffnet. Durch ruckartige Bewegungen des ganzen Körpers wird nun Kopf und Thorax zuerst aus der alten Exuvie gezogen. Bewegungen des Kopfes befreien die Antennen und mit 2—3 brüsken Bewegungen werden Abdomen und Beine aus der Haut gezogen. Die Haut hängt nun nur noch an der Furka.

Jetzt legt sich das Tier meistens schwach und sichtlich matt und hilflos auf die Seite, zittert mit den Beinen und öffnet einige Male den Mund. Die erektilen Blasen des Ventraltubus werden mehrere Male ausgestossen und wieder hereingezogen. Die Furka liegt noch immer ausgestreckt nach hinten. Nach ca. einer Minute wird mit einer schnellen Bewegung diese an den Körper gezogen. Zugleich steht das Tier auf seine Beine und mit einem weiteren Ruck wird die Haut von der Furka gelöst. Oft schleift das Tier die Exuvie noch für einige Augenblicke nach.

Ungefähr einen Tag nach der Häutung wird das Mitteldarmepithel ausgestossen. Auf Grund einer Anzahl Schnitte durch *Orchesellen* darf angenommen werden, dass dieser Vorgang ähnlich verläuft wie bei *Tomocerus niger* (Folsom und Welles 1906). Das Epithel fällt als weisslichgelber, zylindrischer Ballen von der Grösse eines Kotballens auf. Einzelne Wüllste lassen erkennen, dass es sich

um ein gefaltetes, häutiges Gebilde handelt. Diese Ballen konnten bereits bei Jungtieren kurz nach der ersten Häutung beobachtet werden.

Wie schon bei der Schilderung der Eiablagen und dem damit in Verbindung stehenden Prozess der Geschlechtsreife geschildert wurde, finden bei den Collembolen aussergewöhnlich viele Häutungen statt. Auf diese auffallende Tatsache ist schon von vielen Autoren hingewiesen worden. So fand SOMMER (1885) dass *Tomocerus longicornis* sich alle 14 Tage bis 3 Wochen häutete. RIPPER (1930) gibt von *Hypogastrura manubrialis* wesentlich kleinere Zahlen an (7—8 Tage). STREBEL (1932) beobachtete an *Tomocerus minor* Häutungsintervalle von 12—38 Tagen, an *Hypogastrura purpurascens* solche von 4-15 Tagen. Nach seinen Feststellungen soll sich *Sminthurinus niger* z. T. sogar nur alle 5—8 Wochen häuten. FALKENHAN (1932) fand bei *Sminthurides aquaticus* Intervalle von 3—16 Tagen. STREBEL (1938 *b*) stellte an *Tomocerus vulgaris* Häutungsintervalle von 4—30 Tagen fest. Einzeltiere in seinen Zuchten hatten hintereinander wesentlich abweichende Häutungsintervalle. Er vermutet, dass sich die Art während des Lebens nach seinen Berechnungen bis 38 mal häutet. Bei einem älteren Einzeltier beobachtete er während 301 Tagen im Maximum 25 Häutungen. Die einzige Angabe über *Orchesellen* findet sich bei HANDSCHIN (1928), der Häutungsintervalle bei *Orchesella cincta* von 3—10 Tagen gefunden hat.

Alle Autoren weisen auf die Abhängigkeit des Häutungsintervalles von Aussenfaktoren hin, unter welchen für den Ablauf der Prozesse die Temperatur naturgemäss die erste zeitliche Rollle spielt.

Es war nun aus diesem Grunde angezeigt bei den verschiedenen Orchesellenformen Dauerbeobachtungen von ab ovo in Einzelhaft gehaltenen Exemplaren durchzuführen. Die beigefügten Tabellen 5—11 sollen bei je einer Anzahl Individuen der verschiedenen Arten die Häutungsintervalle veranschaulichen.

Die Zusammenstellungen zeigen, dass verschiedene Tiere vom gleichen Häutungsstadium individuell sehr verschiedene Häutungsintervalle haben können. Zudem bemerken wir noch eine starke Inkonstanz der einzelnen Intervalle eines Tieres im Laufe des Lebens. Diese Tatsache ist besonders auffallend bei Geschwistertieren (vom gleichen Schlüpftag und vom gleichen Elternpaar), die

Tabelle 5. — *Häutungsintervalle von gezüchteten Männchen und Weibchen der Orchesella villosa*

Tier Nr.. .	15 ♀	16 ♀	4 ♀	2 ♀	6 ♀	19 ♂	21 ♂	22 ♂
Schlüpftag	16.1	22.1	5.6	25.6	26.6	15.1	2.2	20.10
Lebensdauer	325	195	395	325	370	242	201	309
Mittler. Ht. intervall . .	6,9	7.2	6.7	8,3	8,0	6,6	6.5	9.0
Häutungs-Nr.								
1. . .	14	10	4	2	3	12	9	6
2. . .	7	8	6	3	3	10	5	5
3. . .	7	4	3	3	3	10	6	6
4. . .	7	6	4	3	6	7	7	7
5. . .	9	5	2	7	6	6	5	7
6. . .	5	8	2	8	6	5	5	11
7. . .	7	5	3	8	6	7	8	2
8. . .	4	5	4	8	8	7	5	8
9. . .	9	10	4	9	7	8	5	8
10. . .	6	18	7	4	7	7	6	9
11. . .	5	10	8	3	2	9	19	10
12. . .	8	10	8	4	9	10	9	10
13. . .	9	6	6	7	4	9	5	15
14. . .	11	5	8	4	3	7	4	11
15. . .	5	9	7	5	5	5	10	21
16. . .	7	9	4	5	6	7	7	21
17. . .	6	8	5	6	6	7	7	21
18. . .	6	9	4	9	6	4	5	18
19. . .	6	7	4	9	6	7	5	12
20. . .	5	6	4	8	6	7	4	12
21. . .	5	4	7	9	7	7	7	6
22. . .	5	7	6	12	19	2	6	17
23. . .	6	6	10	11	13	5	5	5
24. . .	7	4	12	10	14	6	6	6
25. . .	5	4	12	12	21	4	6	4
26. . .	6	6	12	18	13	7	6	8
27. . .	4	5	7	9	12	4	5	3
28. . .	4		12	10	10	6	4	6
29. . .	4		29	12	10	4	7	4
30. . .	5		12	10	5	7	7	7
31. . .	5		9	10	7	5		4
32. . .	3		9	12	10	5		6
33. . .	6		9	10	6	4		4
34. . .	4		15	9	12			
35. . .	4		7	21	5			
36. . .	7		9		16			
37. . .	8		9		3			
38. . .	8		10		8			
39. . .	7		11		7			
40. . .	9		5		7			
41. . .	7		6		17			
42. . .	6		7					
43. . .	15		7					
44. . .	7		5					
45. . .	7		6					
46. . .	21		6					
47. . .	7		3					
48. . .			4					
49. . .			7					
50. . .			6					

Tabelle 6.

Häutungsintervalle von gezüchteten Männchen und Weibchen der Orchesella cincta.

Tier Nr.	24 ♀	25 ♀	27 ♀	30 ♀	31 ♂	32 ♂	34 ♂
Schlüpftag	3.2	18.2	7.6	25.10	28.1	30.4	7.6
Lebensdauer	183	210	174	268	91	138	101
Mittleres Ht. intervall	5,9	5,7	4,8	7,4	6,0	4,1	4,2
Häutungs-Nr.							
1	8	8	5	22	8	4	5
2	5	5	7	13	6	3	5
3	9	4	7	8	6	3	3
4	3	4	3	8	5	3	6
5	4	4	2	7	6	3	3
6	9	11	2	9	4	4	3
7	13	7	3	8	6	4	4
8	7	4	4	11	6	4	4
9	2	12	3	10	5	3	5
10	14	9	6	13	3	7	5
11	5	7	4	5	7	6	2
12	4	7	4	10	7	4	6
13	6	10	3	7	6	2	3
14	8	7	4	10	8	8	3
15	5	3	4	5	7	5	3
16	5	4	3	8	6	3	3
17	7	5	3	5		5	5
18	7	5	4	11		3	4
19	4	3	7	5		5	4
20	4	5	4	10		2	3
21	5	5	4	9		4	5
22	5	5	4	4		3	6
23	3	3	5	3		3	6
24	7	5	3	11		6	
25	3	3	7	3		6	
26	5	5	6	7		4	
27	3	7	3	2		3	
28	5	4	4	4		4	
29	8	4	9	4		4	
30	4	4	8	4		5	
31	6	3	7	2		4	
32		4	14	2		4	
33		6		3		5	
34		8		4			
35		8		4			
36		8		11			
37		5		4			

TABELLE 7.

Häutungsintervalle von gezüchteten Exemplaren der Orchesella flavescens.

Tier Nr.	1 ♀	2 ♀	3 ♀	4 ♀	5 ♀	6 ♀	7 ♂
Schlüpftag	24.2	11.5	11.5	11.5	11.5	11.7	28.5
Lebensdauer: Tage	139	76	201	83	137	92	120
Mittleres Ht. intervall Geschlecht .	6,9	5,4	6,5	5.6	6.0	4,8	4,7
Häutungs-Nr.							
1	7	6	6	5	7	5	6
2	5	4	3	5	4	2	3
3	4	4	3	7	6	4	3
4	6	3	5	3	3	4	3
5	9	3	3	3	3	4	5
6	8	3	3	4	4	4	4
7	5	4	4	5	5	3	5
8	7	3	5	5	5	3	6
9	8	2	10	5	9	3	3
10	14	5	5	5	3	6	5
11	7	12	5	5	3	3	3
12	6	6	3	9	9	7	5
13	5	6	6	15	7	6	4
14	6	15	7	3	8	6	9
15	5		8		7	7	6
16	7		4		7	7	3
17	5		4		5	5	5
18	5		6		6	7	4
19	10		14		10	6	5
20	8		7		10		6
21			5		3		6
22			5		7		5
23			5		6		
24			5				
25			13				
26			17				
27			7				
28			7				
29			14				

einzeln gehalten wurden. Vergleiche mit Zuchten von gleichaltrigen Geschwistern (gleicher Schlüpftag und gleiche Eltern) im gleichen Raum (also unter gleichen Bedingungen) haben gezeigt, dass jedes Tier andere Häutungsintervalle besitzt. Klar ist es, dass sich deshalb auch jedes Individuum in einem andern Häutungsstadium befindet. (Vergl. Tabelle 5, Indiv. 15,19. Tabelle 7, Indiv. 1, 2, 6.)

Das erste Häutungsintervall bei frisch geschlüpften Jungtieren ist interessanterweise bedeutend länger als die darauffolgenden. Der

TABELLE 8.

Häutungsintervalle von gezüchteten Exemplaren der O. bifasciata.

Tier Nr.	1 ♀	2 ♀	3 ♀	4 ♀	5 ♀	6 ♂
Schlüpftag	25.5	25.5	6.6	6.6	16.6	25.5
Lebensdauer: Tage	107	91	78	79	55	76
Mittleres Ht. intervall Geschlecht	4,1	4,5	5,0	5,0	4,2	4,7
Häutungs-Nr.						
1	6	6	6	9	6	6
2	3	3	7	9	7	5
3	4	9	8	12	5	4
4	5	7	9	7	3	5
5	3	7	4	4	3	5
6	6	10	3	3	3	5
7	5	4	4	3	3	2
8	4	3	3	3	5	5
9	4	7	6	3	3	5
10	4	3	4	5		4
11	5	3	4	3		3
12	4	3	3	3		7
13	3	5	3	3		4
14	4	3	6	5		5
15	5	3	6	4		2
16	5	6				3
17	3	5				
18	3					
19	3					
20	4					
21	4					

berechnete Mittelwert einer Anzahl von ersten Häutungsintervallen ist deutlich grösser als derjenige der folgenden Häutungen (Tabellen 5—11). Dieselbe Tatsache geben bereits HANDSCHIN (1928), FALKENHAN (1932) und STREBEL (1938 *b*) in ihren Tabellen an.

Vergleichen wir noch zum Schluss die Anzahl der Häutungen der einzelnen Arten. Die maximale Zahl von 50 Häutungen fanden wir bei einer *Orchesella villosa.* Bei *Orchesella cincta* stellten wir bis 37 Häutungen fest. 40—50 Häutungen dürften bei den Orchesellen im allgemeinen als Seltenheiten betrachtet werden, die nur ausnahmsweise von Tieren erreicht werden. Meistens konnten bei *O. villosa* und bei *cincta* im Durchschnitt 30—40 Häutungen, bei *cincta* vielleicht auch etwas weniger, beobachtet werden. Ein Tier von *Orchesella flavescens* zeigte 29 Häutungen, die übrigen Individuen

TABELLE 9.

Häutungsintervalle von gezüchteten Exemplaren der O. jurassica.

Tier Nr. . . . . ♀	1	2
Schlüpftag	28.5	28.5
Lebensdauer: Tage	96	64
Mittlere Ht. intervall . . .	5,3	4,8
Häutungs-Nr.		
1	6	6
2	4	6
3	4	5
4	4	5
5	4	5
6	10	2
7	9	6
8	3	6
9	4	5
10	3	5
11	4	4
12	4	4
13	3	3
14	8	
15	3	
16	5	
17	6	
18	12	

TABELLE 10.

Häutungsintervalle von gezüchteten Exemplaren der O. capillata.

Tier Nr. . . . . . ♀	1	2	3
Schlüpftag	18.6	18.6	18.6
Lebensdauer: Tage	83	42	43
Mittl. Ht. intervall	6,3	6,0	6,0
Häutungs-Nr.			
1	8	8	8
2	7	6	6
3	7	4	4
4	2	6	4
5	6	6	8
6	4	2	5
7	4	9	6
8	5		
9	12		
10	8		

Tabelle 11.

Häutungsintervalle von eingebrachten Exemplaren der O. quinquefasciata.

Tier Nr. . . . ♀	1	2	3	4
Eingebracht am .	20.3	9.6	18.7	29.7
Zuchttage	283	80	53	108
Mittl. Ht. intervall	10,5	5,4	6,0	6,8
Häutungs-Zahl X+				
1	5	6	11	5
2	6	5	2	3
3	6	5	3	3
4	6	14	3	3
5	6	7	3	6
6	6	4	6	18
7	4	5	8	4
8	7	5	8	10
9	5	3	9	9
10	4	6		
11	9	3		
12	4	8		
13	8	2		
14	12	3		
15	10			
16	9			
17	29			
18	11			
19	17			
20	48			
21	5			
22	12			
23	11			
24	12			
25	11			
26	11			

gingen bei 18—25 Häutungen ein. Vielleicht dürfte dies mit nicht optimalen Zuchtbedingungen in Zusammenhang gebracht werden. Die übrigen gezüchteten Arten: *bifasciata*, *capillata*, *jurassica* und *arcuata* hatten bedeutend weniger Häutungen (10—20). Doch darf hier erwähnt werden, dass allgemein bei der Aufzucht und Haltung alpiner Insektenformen im Tieflande in den meisten Fällen Schwierigkeiten auftreten. So darf hier sehr wahrscheinlich mit 25—30 Häutungen gerechnet werden, umsomehr als wir z. T. bei eingebrachten Tieren der Adultphase noch 15—20 Häutungen beobachten konnten, so bei *O. capillata* und bei *O. jurassica*.

Unterschiede in den Häutungsintervallen zwischen Männchen und Weibchen konnten keine festgestellt werden. Dagegen erreichen die Männchen im allgemeinen weniger Häutungen und sterben vor den Weibchen.

Abhängigkeit von der Temperatur.

Vergleiche der verschiedenen Temperaturstufen zeigen, dass die Länge der Häutungsintervalle wohl temperaturabhängig sind.

Tiefe Temperaturen verlängern die Zeit der Intervalle und vermehren naturgemäss ihre Streuung bedeutend. Während der Beobachtungszeit herrschte vom 18.12—10.1 im Zuchtraum eine unregelmässige und schwankende Temperatur von 9—13° C. Die Tiere haben in den Zuchten auf diese niederen Temperaturen

Tabelle 12.

Abhängigkeit der Häutungsintervalle von starker Temperaturerniedrigung bei O. villosa.

Tier Nr.	Häutung Nr.	Intervall Tage	Zeit zwischen beiden Häutungen
4	29	29	29.12-24.1
2	26	18	22.12- 9.1
6	25	21	18.12- 8.1
1	18	20	24.12-14.1
23	18	19	26.12-14.1
24	12	15	20.12- 4.1

sofort reagiert und zeigen eine bedeutende Verlängerung des Zeitintervalls zwischen zwei Häutungen (Tabelle 12).

Andererseits zeigt sich, dass bei einer Temperaturerhöhung um 5° C die mittleren Häutungsintervalle der Tiere der Adultphase nur noch ca. die Hälfte betragen. Diese mittleren Häutungsintervalle sind bei konstanter Temperatur bei allen Arten ungefähr gleich gross. Um aus dem Zahlenmaterial der Häutungsintervalle Temperaturabhängigkeiten festzustellen, haben wir versucht drei angenähert temperaturkonstante Zeiträume (15.1—15.3, 1.5—1.7, 1.7—1.9) zu betrachten und in der nachstehenden Tabelle 13 festzuhalten. Die Tabelle stellt die mittleren Häutungsintervalle einer

Anzahl Tiere verschiedenen Alters während diesen ± temperaturkonstanten Zeiten dar.

Es fällt auf, dass die Grösse des Häutungsintervalles bei Tieren der Adultphase unabhängig vom Alter des Tieres ist. Exemplare nach der

TABELLE 13.

Vergleich der mittleren Häutungsintervalle von Tieren der Adultphase während temperaturkonstanten Zeiten.

	15.1-15.3 13-15° C	1.5-1.7 18-20°	1.7-1.9 21-23°
O. villosa	11,6	6,2	5,1
cincta	10,2	5,4	4,6
flavescens	11,1	6,1	5,1
bifasciata		5,3	4,0
jurassica		5,0	4,9
quinquefasciata		5,5	5,6

10. Häutung zeigen alle ungefähr das gleiche mittlere Häutungsintervall; junge Tiere bis zur 10. Häutung haben in der Regel immer ein etwas kleineres mittleres Häutungsintervall. Diese Tatsache fällt besonders bei den Zuchten vom 15.1—15.3 infolge

TABELLE 14.

Vergleich der mittleren Häutungsintervalle von Tieren der Juvenilphase während temperaturkonstanten Zeiten.

	15.1-15.3	1.5-1.7	1.7-1.9
O. villosa	7,5	5,0	4,1
cincta	6,1	4,6	3,6
flavescens		4,9	4,0

der bedeutenderen Streuungsmöglichkeit auf (Tabelle 13). Doch sind auch die mittleren Häutungsintervalle der Tiere der Juvenilphase bei allen Arten ungefähr gleich gross in den einzelnen Temperaturperioden (Tabelle 14). Aus diesen Tatsachen dürfen wir den Schluss ziehen, dass das mittlere Häutungsintervall bei alten und bei jungen Tieren also wohl temperatur-, jedoch nicht artbedingt ist.

VI. KÖRPERGRÖSSE UND KÖRPERWACHSTUM

Frisch geschlüpfte Jungtiere besitzen je nach der Art eine Körpergrösse von 0.4—0.5 mm. Das Wachstum schreitet bei den grösseren Formen *(O. villosa, cincta* und *flavescens)* schnell vorwärts, nach der 1. Häutung besitzen die Tiere bereits eine Körpergrösse von 0,6—0.7 mm. Individuen der 8. Häutung können

Tabelle 15.

Körpergrösse in mm in den einzelnen Häutungsstadien bei O. villosa.

Tier Nr.	14	15	16	17	18	19	20	21	22
Geschlecht . . .	♀	♀	♀	♀	♀	♂	♂	♂	♂
Häutungs-Nr.									
0	0,45		0,45	0,45			0,45		0,45
1	0,6	0,6			0,65			0,6	
2	0,75				0,85				0,8
3									
4			1,00			0,95			
5	1,1	0,85			1,2				
6				1,25		1,60			
7		1,35							1,6
8				1,5	1,8				
9	1,85				2,15	2,2		2,2	2,3
10							2,5		
11		2,2				2,7			
12	3,05		2,85		2,75				
13		2,7				3,0	2,9	3,05	
14				2,65	3,25				
15	3,45	3,10	3,05					3,55	3,5
16				3,05		3,05			
17									3,9
18		3,6	3,2		3,9		3,4		
19				3,45					4,3
20	4,05					3,5		3,7	
21									
22				3,7					4,15
23		4,3							
24									
25			3,3				3,45		
26					4,15				
27									
28					4,1			3,7	
29	4,3					3,7			
30	4,5	4,15							
31									4,3
32									
33									
34					4,5				

Tabelle 16.

Körpergrössen in mm in den einzelnen Häutungsstadien bei O. cincta.

Tier Nr. . . . Geschlecht .	23 ♀	24 ♀	25 ♀	26 ♀	27 ♀	28 ♀	29 ♀	30 ♀	33 ♂	34 ♂
Häutungs-Nr.										
0 . . .	0,45		0,45	0,45	0,45			0,50		
1 . . .						0,55				
2 . . .					0,75					0,65
3 . . .				1,1					0,90	
4 . . .	0,80					0,95				
5 . . .			1,2				1,35			
6 . . .										
7 . . .			1,6	1,45						
8 . . .	1,5	1,6								
9 . . .			1,65							
10 . . .	1,9		1,85							
11 . . .						2,4	2,6			
12 . . .		2,35	2,2					2,45		
13 . . .	2,7			2,85						2,2
14 . . .	2,6				2,75		2,8			
15 . . .						2,85		2,85		
16 . . .							3,15		2,5	
17 . . .					3,1	3,4				
18 . . .										
19 . . .			3,35							
20 . . .										
21 . . .								3,1		
22 . . .		3,35								
23 . . .				3,4			3,6			
24 . . .	3,65				3,75	3,8				
25 . . .										
26 . . .							3,6			
27 . . .										
28 . . .								3,05		
29 . . .										
30 . . .			3,35							
31 . . .			3,4			3,85				

bereits 2,0—2,1 mm messen. Mit der 16.—17. Häutung hört das rasche Wachstum auf, die Tiere haben die Körpergrösse von 3 mm überschritten. Nun ist der Zuwachs von Häutung zu Häutung geringer. Mit der 25.—30. Häutung ist das mittlere Maximum bei *villosa* und *flavescens* mit der Körpergrösse von 4,2—4,4 mm, bei *cincta* mit 3,8—3,9 mm erreicht. Diese Körpergrösse wird jedoch nur von den Weibchen erreicht. Männchen werden bei *villosa* und *flavescens* nie grösser als 3,8—3,9 mm, bei *cincta* nie grösser

als 3,0—3,1 mm. Bei *quinquefasciata* scheinen nach den wenigen Beobachtungen, die wir machen konnten, die Verhältnisse ähnlich wie bei *O. villosa* zu sein.

Die kleineren Formen *O. bifasciata*, *jurassica* und *capillata* wachsen weniger schnell. Doch besitzen wir nur wenige Angaben, sodass wir vorläufig nichts definitives aussagen möchten. Tiere von *jurassica* und *capillata* erreichen mit der 8. Häutung erst eine Körpergrösse von 1,1 mm, mit der 15.—18. Häutung eine solche von 1,6—1,7 mm. *Orchesella bifasciata* erreicht mit der 8. Häutung eine Grösse von 1,6—1,7 mm und mit der 15.—18. Häutung eine solche von 2,0—2,2 mm (Tabellen 15—20).

Tabelle 17.

Körpergrösse in mm in den einzelnen Häutungsstadien bei O. flavescens.

Tier Nr. . . . . Geschlecht . . .	1 ♀	22 ♀	3 ♀	4 ♀	5 ♀	6 ♀	7 ♂
Häutungs-Nr.							
0	0,45			0,45			
1						0,65	
2							
3	1,0						
4	1,1						
5					1,0	1,3	1,35
6	1,35	1,3	1,2				
7							
8			1,75	1,6	1,7		
9							
10		1,85					
11	2,3		2,35	2,15		2,35	2,75
12		2,3			2,4		
13			2,55				
14							2,95
15	2,8					2,65	
16							
17					2,7		
18			3,0				
19							
20							
21							
22					3,15		3,4
23							
24			3,3				
25			3,5				
26							
27							
28							
29			4,1				

Tabelle 18.

Körpergrösse in mm in den einzelnen Häutungsstadien bei O. bifasciata.

Tier Nr. . . . . Geschlecht	1 ♀	2 ♀	3 ♀	4 ♀	5 ♀	6 ♂
Häutungs-Nr.						
0	0,4				0,4	0,4
1	0,45		0.45			0,45
2	0,55			0.55		
3	0,7	0,65	0,7			
4						0,85
5	0,9					
6						
7						
8					1.6	1,6
9	1,6					
10						
11						
12						
13						
14						
15			2,2	2,0		
16						
17		2.2				
18						
19						
20						
21	2,15					

Tabelle 19.

Körpergrössen in mm in den einzelnen Häutungen bei O. capillata.

Tier Nr. ♀ . . .	1	2
Häutungs-Nr.		
0	0,4	0,4
1	0,55	0,55
2	0,6	0,6
3	0,7	0,7
4	0,75	0,75
5		
6		
7		
8	1,1	1,1
9		
10		
11		
12		
13		
14		
15		
16		
17	1.5	

TABELLE 20.

Körpergrössen in mm in den einzelnen Häutungsstadien bei O. capillata.

Tier Nr. ♀ . . .	1	2
Häutungs-Nr.		
0	0,35	
1		
2		0,6
3	0,6	
4		0,75
5		
6		
7		0,9
8		
9		
10	1,05	

Zwischen der 10. und der 15. Häutung erreichen die Formen ihre Geschlechtsreife. Für die Insekten bedeutet das Eintreten in das Imaginalstadium aber zugleich auch das Ende der Wachstumsperiode. Anders aber ist es bei den Col-

TABELLE 21.

Zusammenhang zwischen postadultem Wachstum und erreichter Häutungszahl.

Art	Grösse bei Geschlechtsreife mm	Ht. zahl	Postadultes Wachstum mm	Ht. zahl total	Zuwachs %
O. villosa	2,4-2,8	12	4,2-4,4	ca. 45	ca. 70
O. cincta . . .	2,3-2,6	12	3,9	ca. 35	ca. 60
O. flavescens . .	2,4-2,6	12	4,1	ca. 30	ca. 70

lembolen, sie häuten sich weiter und auch ihr Wachstum ist noch nicht abgeschlossen. Ihre Grössenzunahme beträgt dabei max. 70—75% bei *villosa* (Tabelle 21).

Es fällt nun auf, dass gerade um die Zeit der Geschlechtsreife, also zwischen der 9. und der 12. Häutung die grössten individuellen

Schwankungen in der Körpergrösse zu konstatieren sind. Deshalb ist es gerade in diesem Zeitpunkt ausserordentlich schwierig Tiere nach der Körpergrösse bestimmten Häutungsstadien zuzuordnen. Wir haben aber weiter vorne darauf hingewiesen, dass gerade der Eintritt der Geschlechtsreife nicht vom Alter, aber vom Häutungsstadium abhängig ist, beide aber unterstehen der regulierenden Wirkung der Temperatur.

VII. ZEICHNUNG

Besonderer Wert wurde in unseren Untersuchungen auf die Beobachtung der Entwicklung des Farbkleides gelegt, da dieses bisher als wichtigstes morphologisches Merkmal zur Bestimmung der Arten in den Vordergrund gestellt worden ist.

Wie einleitend betont wurde, sind für die verschiedenen Arten eine grosse Anzahl Farbvarianten beschrieben worden, welche von völlig hellen, unpigmentierten Formen zu ganz dunkeln Exemplaren über die als *f. principalis* beschriebenen Zustände führen. Die Feststellung der Zugehörigkeit sowohl der hellen als auch der dunklen Varianten zu speziellen Hauptformen gelingt meist mit Sicherheit nur bei gleichzeitigem Auftreten an einem Fundort. Durch die Beobachtung der Entwicklung des Zeichnungs- und Farbmusters der einzelnen Arten, wie sie sich beim Durchführen der Zuchten *ab ovo* zwangsläufig ergibt, sollte die Grundlage zur Klassifizierung und Bewertung der Tracht als systematisches Merkmal geschaffen werden.

Es können nun bei der grossen Menge der sich folgenden Häutungsstadien nur die allgemeinen Richtlinien der Veränderungen festgehalten werden. Diese aber zeigen schon zur Genüge die Wichtigkeit der Betrachtungsweise, die hier zum ersten Male ihre Anwendung findet. Zugleich wird aber damit auch die Notwendigkeit weiterer Untersuchungen klar und zwar für alle Arten und Gattungen, bei denen bisher die systematische Zuteilung nur mittels einer Analyse des Zeichnungsmusters an konservierten Tieren vorgenommen werden konnte.

Wir können nach unseren Erfahrungen zwei Formen der Entwicklung der Zeichnung bei *Orchesellen* unterscheiden:

1. bleibt das Jugendkleid in seinen charakteristischen Elementen auch beim Alttier erhalten, die Grösse der Pigmentflecken verändert sich einzig proportional mit dem Wachstum des Individuums ohne dass eine weitere Bildung oder Ausdehnung stattfindet.
2. zum Fleckenornament der Jungform werden neue Flecken gebildet und oft mit den bestehenden durch grössere oder kleinere neugebildete Anlagen verbunden.

Vom Wesen des Pigmentes wissen wir bis heute noch sehr wenig. Tatsache ist, dass die *Collembolen* keine Vasa Malpighii besitzen und deshalb wird von Folsom und Welles (1906) u. a. angenommen, dass eine Umwandlung und Einlagerung von harnsauren Salzen mit dem Pigment stattfinden könnte. Als Beispiel sei hier auf die Veränderung des Pigmentes bei *Orchesella flavescens* hingewiesen. Dort konnte ein Wechsel der dunkelgelben Farbe des Jungtieres über orangerote, braune und violette Töne zum schwarz beobachtet werden. Bei anderen Formen vollzieht sich der Wechsel von brauner Farbe über violett ins schwarze (z. B. *O. cincta*) oder auch nur von violett ins schwarz (z. B. *O. bifasciata* und *O. jurassica*). Bei *Orchesella villosa* verändert sich das Pigment vom hellbraun über braun in dunkelbraun bis violett.

Neben dem Pigment besitzen die *Orchesellen* noch eine Grundfarbe, die den ganzen Körper mit Ausnahme der pigmentierten Flecken bedeckt [1]. Auch diese Grundfarbe ist ähnlich dem Pigment Wandlungen in der Farbenskala unterworfen. Die eigentlichen Veränderungen sollen bei den einzelnen Arten besprochen werden. Bei den meisten Arten besitzen die jungen, frisch geschlüpften Tiere eine hyaline, schwach gelbliche Grundfarbe. Diese Farbe dunkelt über gelbliche und gelbe Töne ein und erreicht bei einzelnen Arten dunkelgelbe, hellbraune bis olive Töne.

---

[1] In den Darstellungen der Zeichnungsveränderungen ist jeweilen die Grundfarbe als schwächere Punktierung, entsprechend ihrer eigentlichen Farbe, angegeben. Helle, unpigmentierte Stellen in den Zeichnungen sind die dicht mit weissen Haaren besetzten Körperstellen, wie sie bei einzelnen Arten auftreten.

Orchesella villosa (GEOFFROY 1764) (Fig. 5 und 6).

Juvenilphase: Frisch geschlüpfte Jungtiere besitzen hyaline Grundfarbe und einen schwachen Schimmer von diffus verteiltem violettem Pigment. In der ersten Häutung ist bereits eine Abnahme der Durchsichtigkeit der Tiere festzustellen. Es wird eine schwach gelbliche Grundfarbe gebildet, die sich innerhalb der

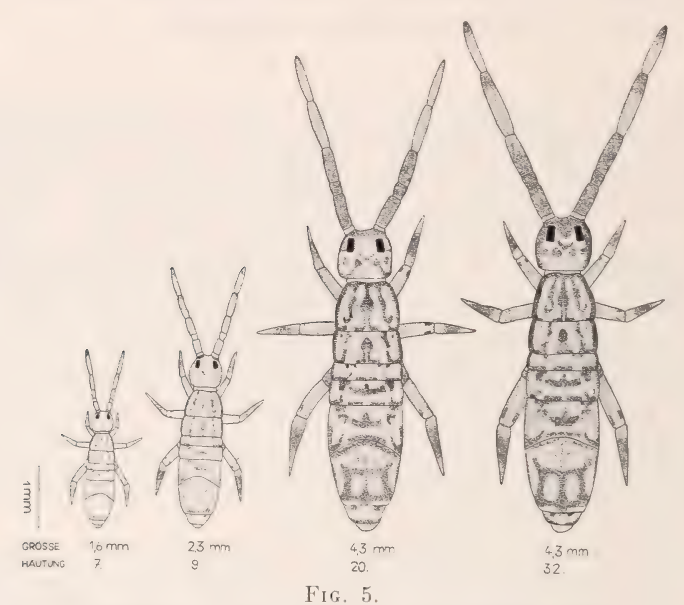


FIG. 5.
Entwicklung der Zeichnung eines Individuums von *Orchesella villosa*.

Juvenilphase zu gelben Tönen verändern kann. Das Pigment ist nach der 1.-2. Häutung schwach violett, verändert sich sehr rasch in hellbraun und dunkelt ein über braun teilweise bis zu dunkelbraun.

Bereits nach der 2. Häutung ist die Zeichnung in ihren wesentlichen Flecken zu erkennen. Th. II-Abd. I besitzen in einzelne Flecken aufgelöste Elemente von je einem Paar dorsalen und lateralen Längsbinden, dazu sind noch wenige mediane Flecken in der Mitte jedes dieser Segmente vorhanden. Die halbmondförmigen

Querbinden in der vorderen Hälfte des Abd. II und III geben den Tieren die charakteristische *villosa*-Zeichnung. Der seitliche Hinterrand zeigt je eine dunkle, schmale Querbinde. Abd. IV hat am Vorderrand eine ausgezackte schmale Querbinde, eine etwas breitere Hinterrandquerbinde und laterale Flecken in der Mitte. Abd. V besitzt noch am Vorderrand zwei Flecken als Enden der dorsalen Längsbinden. Die lateralen Längsbinden verlaufen auch in Abd. II-IV weiter. Die Antenne und die Beine sind noch ohne Pigment, einzig die Antennenspitzen sind schwach grau.

In der weiteren Entwicklung werden die Konturen der Flecken einmal bestimmter und zudem werden noch weitere Flecken angelegt. So sind dann am Kopf zwei Wangenflecken und ein Winkelfleck in der Stirnmitte sichtbar. In der 9.—10. Häutung werden die medianen und lateralen Flecken in Abd. IV mit der Hinterrandbinde verbunden und bilden so eine U-förmige Binde; weiterhin beginnen sich die einzelnen Flecken zu einer medianen, halbmondförmigen Querbinde zu vereinigen. Der mittlere Teil der Tibiotarsen wird schwach braun.

Im Zeitpunkt der e r s t e n E i a b l a g e ist die Grundfarbe nun weiter in gelbe bis dunkelgelbe Töne eingedunkelt, das Pigment ist braun bis dunkelbraun geworden. Ausser dem proportionalen Wachstum der bestehenden Pigmentflecken mit dem Wachstum der Tiere sind keine Veränderungen wahrnehmbar.

In der A d u l t p h a s e schreitet die Eindunkelung der Grundfarbe weiter von dunkelgelben in hellbraune und schwach graue Töne. Das Pigment nimmt dunkelbraune bis violette Farbe an. Der Kopf beginnt von vorne und von der Seite her dunkler zu werden. In Th. II-Abd. IV treten mit der 18.—20. Häutung am Hinterrand mediane Flecken auf. Zur gleichen Zeit vereinigen sich auch in Abd. IV die mediane und die U-förmige Binde zu einem rechteckigen Band.

Die Antennen beginnen von der 12.—14. Häutung an ebenfalls einzudunkeln, Ant. II—IV werden dunkelbraun, die Spitzen von V und VI grau. An den Femora treten zudem noch distal zwei kleine Flecken auf. Die Tibiotarsen sind im mittleren Teil ebenfalls dunkelbraun.

V a r i a b i l i t ä t : In Abd. IV werden oft die mediane, halbmondförmige und die U-förmige Binde nicht miteinander verbunden. Bereits bei Jungtieren sind gewisse Reduktionen der

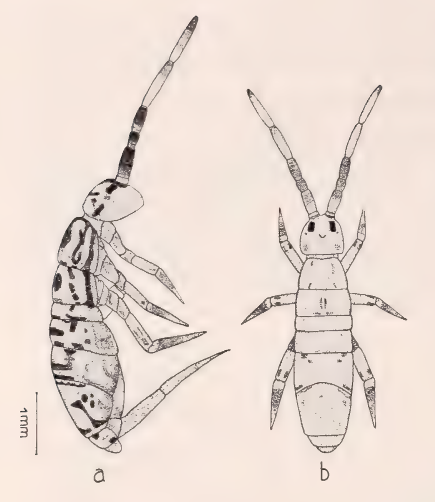


Fig. 6.
Orchesella villosa.
a) Tier von der Seite.
b) In einer Zucht aufgetretene helle Form.

Fleckenbildung zu beobachten. Die fehlenden Pigmentflecken werden im Laufe des weiteren Wachstums aber nicht ergänzt, sondern es bleibt das ursprüngliche Kleid, wie es z. B. Fig. 6 *b* zeigt, erhalten.

Auf der Oberseite des Körpers stark gefärbte Tiere zeigen starke Ausfärbung der Seiten von Abd. II—IV. Die Ausfärbung dieser Flanken geht dabei soweit, dass nur noch wenige kleine, helle Flecken vorhanden sind. Im Gegensatz hierzu besitzen weniger stark ausgefärbte, heller pigmentierte Formen schwache bis starke Färbung der Flanken (Fig. 6 *a*).

Orchesella quinquefasciata (Bourlet 1842, Handschin 1929) (Fig. 7 und 8).

J u v e n i l p h a s e : Die *Orchesella quinquefasciata* zeigt in ihrer Entwicklung und Veränderung der Zeichnung grosse Aehnlichkeit mit *Orchesella villosa.*

Frisch geschlüpfte Tiere sind von denjenigen der *Orchesella villosa* nicht zu unterscheiden. Sie besitzen hyaline Grundfarbe und einen schwachen Schimmer von diffus verteiltem violettem Pigment.

Die Grundfarbe verändert sich bereits mit der 1. Häutung und geht über gelbliche zu gelben Tönen. Das Pigment verliert seine violette Farbe mit der 1.-2. Häutung und wird hellbraun; es verändert sich im Laufe der Juvenilphase in braune Töne. Der Kopf trägt Pigmentflecken an der Antennenbasis, zwischen den Ommen und auf der Stirnmitte. Zudem sind je eine seitliche Längsbinde als Wangenflecken von den Ommen ausgehend vorhanden. Th. II—Abd. I tragen 5 Längsbinden, zwei dorsale, zwei laterale und eine mediane. In Abd. II— V sind die lateralen Längsbinden in einzelnen Flecken aufgelöst, die dorsalen Längsbinden konvergieren mit

Ausnahme des Abd. IV und V gegen die Mitte zu. Die mediane Binde ist nur noch in einzelnen Flecken in Abd. II—V vorhanden Abd. IV besitzt zudem noch eine Hinterrandquerbinde. Die Antennen sind einzig an der Spitze sehr schwach pigmentiert. Die Beine weisen durchwegs die Grundfarbe auf.

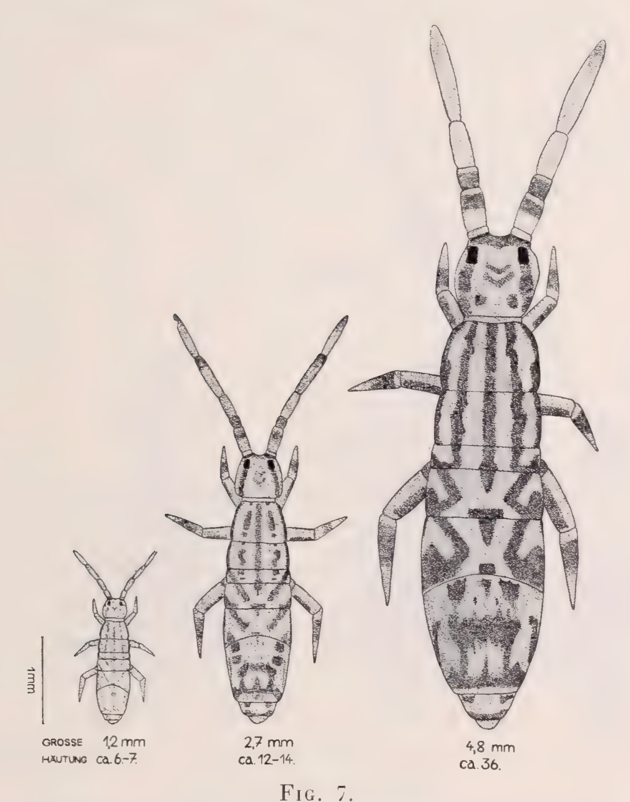


FIG. 7.

Orchesella quinquefasciata. Entwickung der Zeichnung.

Im Zeitpunkt der ersten Eiablage ist die Grundfarbe nun dunkelgelb und das Pigment braun bis dunkelbraun geworden. Die Körperzeichnung hat sich gegenüber dem Jungtier nicht geändert, einzig die einzelnen Flecken sind proportional mit dem Körperwachstum grösser geworden. Die Grenzen der Pigmentflecken treten etwas deutlicher hervor. An den Antennen tritt eine deutliche Pigmentierung hervor, Ant. II ist im distalen Teil braun, III total braun, IV-VI schwach hellbraun, die Spitze von VI grau.

Die Tibiotarsen sind in der Mitte braun, die Femora III besitzen einen seitlichen braunen Längsstreifen.

In der Adultphase verändern die Tiere im weiteren Wachstum ihre Grundfarbe von dunkelgelb bis in hellbräunliche und bräunliche Töne. Das Pigment kann bei grossen Tieren dun-

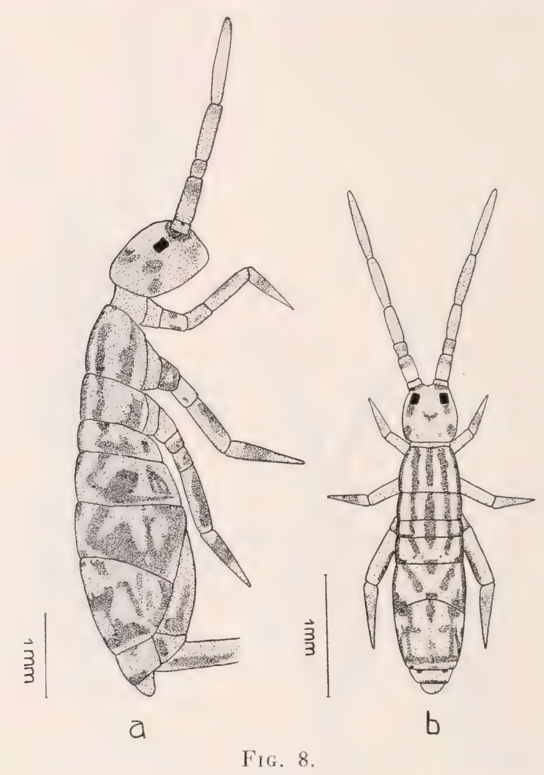


Fig. 8.

Orchesella quinquefasciata.

a) Tier aus Fig. 7 von der Seite (ca 36. Häut.).
b) Helleres Tier (Körpergrösse 1,8 mm).

kelbraun bis violett werden. Die Zeichnung zeigt keine Veränderungen mehr, mit Ausnahme der Femora und der Seiten des Abdomens. Auf den Femora I und II werden nachträglich auch Längsstreifen gebildet. Die Seiten des Abdomens, vornehmlich Abd. III—V. zeigen mehr oder weniger starke Ausdehnung der Flecken der lateralen Binde. Fig. 8 *a* zeigt eine maximale Fleckenausbildung auf den Abdomenseiten, die oft auch auf wenige Zentren reduziert sein kann.

V a r i a b i l i t ä t : Eine Variation in der Ausbildung der Flecken zeigt einzig Abd. IV. Fig. 7 zeigt die maximale Ausbildung der Zeichnung, doch kann oft, wie Fig. 8 *b* zeigt, eine Aufteilung einzelner Zeichnungselemente in Flecken und Fleckchen beobachtet werden.

Orchesella bifasciata (NICOLET 1841) (Fig. 9).

J u v e n i l p h a s e : Frisch geschlüpfte Jungtiere sind von denjenigen der *O. cincta* nicht zu unterscheiden, sie sind schwach violett gefärbt und besitzen einen durchsichtigen Körper.

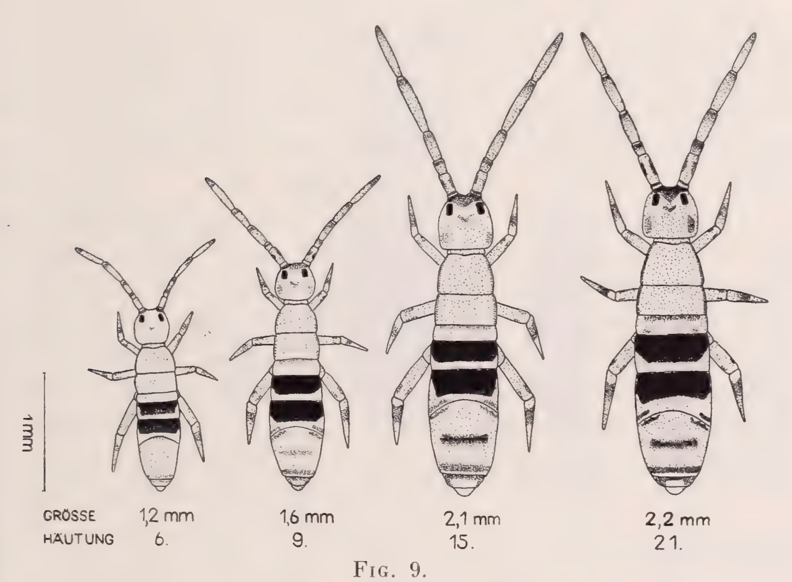


FIG. 9.

Orchesella bifasciata. Entwicklung der Zeichnung.

Mit der 1.—2. Häutung treten die beiden breiten charakteristischen Querbinden in Abd. II und III schwach braun hervor. Die Grundfarbe ist noch hellgelb, verändert sich aber über gelbe zu dunkelgelben Tönen. Die Querbinden werden mit der 3.-4. Häutung schwarz, das übrige Pigment braun bis grau. Ausser den bereits vorhandenen Querbinden in Abd. II und III treten in der 4. Häutung auch schwache schmale Querbinden am Hinterrand von Abd. IV und am Vorderrand von Abd. V auf.

In der 8. Häutung besitzt der Kopf eine dunkle Antennenbasis und schwach verdunkelte graue Wangen. Ant. II—V besitzen kleine graue Flecken, V und VI ist total grau. Schwach grau pigmentiert sind die lateralen Segmentränder von Th. II und III, der Hinterrand von Th. III ebenfalls. Die seitlichen Vorderränder von Abd. I und IV haben eine schmale, ausgezackte Querbinde. Die Querbinden in Abd. II und III, die Hinterrandbinde in Abd. IV und die Vorderrandbinde in Abd. V haben sich nicht verändert. Die Tibiotarsen sind alle schwach grau, dazu ist der Hinterrand von Abd. II hellgelb und sticht aus der dunkelgelben Grundfarbe hervor. Meistens ist der Hinterrand zudem noch mit weissen Haaren besetzt.

Die Tiere zeigen keine weitere Veränderung in ihrer Zeichnung, sie erreichen ihr definitives Zeichnungsbild wenige Häutungen nach der ersten Eiablage. Einzig die einzelnen Flecken auf Abd. IV und V werden noch stärker grau. Die Grundfarbe dunkelt noch mehr ein und erreicht bei Tieren der Adultphase hellbraune bis braune Farbe.

Variabilität: Die Zeichnung dieser Art ist sehr konstant. Einzelne Tiere zeigen nicht die rasche Entwicklung des Ornamentes, wie wir sie oben geschildert haben. Doch erreichen sie, wenn auch etwas später, die geschilderte Zeichnung der Adultphase. Vergleichen wir zugleich unsere Resultate mit den systematisch aufgestellten Varianten, so zeigt sich, dass die var. *intermedia* Ågren und *multifasciata* Uzel Zeichnungsstufen innerhalb der Entwicklung der Hauptform darstellen. Es tritt die var. *intermedia* Ågren 1903 mit der 6. Häutung auf und wird mit der 15. Häutung durch die var. *multifasciata* Uzel 1891 abgelöst (Tabelle 22).

Orchesella bifasciata, ssp. *conspersa* (Latzel 1918) (Fig. 10).

Juvenilphase: Frisch geschlüpfte Tiere sind durchscheinend und besitzen nur diffus verteiltes, schwachviolettes Pigment, das an den Seiten etwas dunkler ist. Eine Zeichnung ist nicht vorhanden.

Mit der 2. Häutung tritt die charakteristische Zeichnung bereits auf. Die Grundfarbe ist gelb-grau, das Pigment vorerst

noch violett. Der Kopf besitzt ausser der dunklen Antennenbasis keine Pigmentflecken. Th. II—Abd. I mit schwachen dorsalen und lateralen Längsbinden, Abd. II und III mit breiten Querbinden. Abd. IV mit schmaler Hinterrandquerbinde, einer bogenförmigen medianen Querbinde, der Vorderrand von Abd. V ist ebenfalls dunkel.

Im Zeitpunkt der ersten Eiablage ist die Grund-

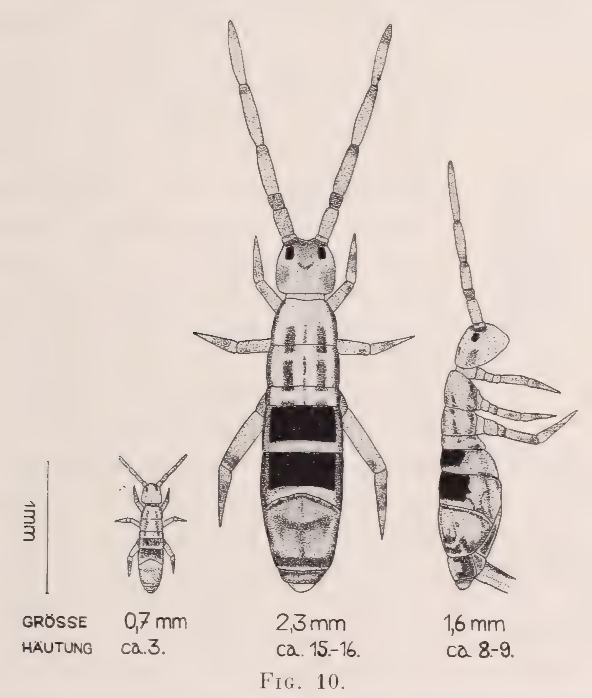


FIG. 10.

Orchesella bifasciata, ssp. conspersa. Entwicklung der Zeichnung.

farbe mittlererweile hellbraun und das Pigment schwarz geworden. Zu den Flecken, die bereits mit der 2. Häutung vorhanden waren, tritt noch eine Vorderrandquerbinde in Abd. IV. Th. III, Abd. I und IV bilden zu ihren Binden noch mediane Flecken und Binden. Alle Flecken sind scharf konturiert und verändern sich im Laufe des weiteren Wachstums nicht mehr. Der Kopf besitzt nun noch zwei Wangenflecken und einen Winkelfleck auf der Stirn.

Variabilität: Die Variabilität ist auch hier wie bei der Hauptform gering. Es zeigten einzig die Längsbinden in Th. II

und III schwächere oder stärkere Ausdehnung. Ebenso zeigt Abd. IV verschiedene Ausdehnung der Mittelquerbinde.

Orchesella jurassica n. sp. (Fig. 11).

Juvenilphase: Eine grosse Veränderung der Fleckenzeichnung im Laufe des Wachstums ist hier nicht zu beobachten.

Frisch geschlüpfte Jungtiere sind hyalin violett, aber bereits mit der 1. Häutung tritt die charakteristische Zeichnung, wenn auch nur schwach, hervor. Die Grundfarbe ist bei Jungtieren hellgelb bis gelb, das Pigment schwach violett bis violett. Der Kopf besitzt ein breites Augenkonnektiv, einen kleinen Winkelfleck in der Stirnmitte und einen grösseren Winkelfleck vorne zwischen den Ommen und den Antennen. Th. II—Abd. III mit mehr oder weniger breiten Querbinden am Vorderrand, die sich bei einzelnen Segmenten seitlich fortsetzen. Th. II und III und Abd. II besitzen ausserdem noch dorsale Flecken. Abd. II und III zeigen oft mediane Hinterrandflecken, die hauptsächlich in Abd. III mit den Vorderrandbinden verbunden sein können. Abd. IV mit schmaler Vorderrandbinde in der Mitte und medianen und seitlichen Flecken am Hinterrand. Abd. V mit Vorder- und Hinterrandflecken. Die Antennen besitzen schwach graue Spitzen. Die Beine sind farblos.

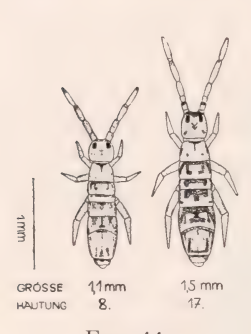


Fig. 11.
Orchesella jurassica. Entwickung der Zeichnung.

Adultphase: Aeltere Tiere nach der 10. Häutung zeigen geringe Differenzen in der Fleckenverteilung gegenüber den Jungen. Es findet im allgemeinen lediglich eine Verbreiterung der Flecken im Zuge des Körperwachstums statt. In Abd. II und III zeigt die vordere Querbinde aber eine über dieses übliche Mass hinausgehende Verbreiterung. Zudem hat sich in Abd. IV eine durchgehende Vorderrandquerbinde und eine U-förmige Hinterrandquerbinde gebildet. Sodann hat sich in Abd. III die Querbinde wesentlich in die Breite ausgedehnt. Die Grundfarbe ist mittlererweile schmutziggelb geworden, das Pigment schwarz. Die Grundfarbe und das Pigment sind im weiteren Wachstum des Tieres keinen Veränderungen mehr unterworfen.

Die Ant. II und IV—VI besitzen jetzt dunkle distale Ränder, die Femora im distalen Teil zwei dunkle Flecken.

Ab der 15.-16. Häutung besitzen alle Tiere schwachgraue Haare in der Wangengegend des Kopfes, median in Th. II, an den Hinterrändern von Abd. II—IV und im medianen vorderen Teil des Abd. IV.

Variabilität: Eine grosse Variabilität des Ornamentes ist nicht vorhanden, einzig Abd. III und IV zeigen bei einzelnen Individuen etwas voneinander abweichende Fleckenverteilung.

Orchesella cincta (Linné 1758)
(Fig. 12, 13 und 14).

Juvenilphase: Ausgeschlüpfte Jungtiere zeigen einen durchsichtigen Körper, der schwach diffus violett gefärbt ist.

Bereits mit der 1.—2. Häutung tritt eine Veränderung der Grundfarbe in hellgelb auf, diese dunkelt im Laufe der Häutungen zu gelb und dunkelgelb ein. Einen ähnlichen Wechsel macht auch die Pigmentfarbe durch. Sie ist in der 1.—2. Häutung noch violett, wird dann aber hellbraun bis braun. Die breite Querbinde in Abd. III ist immer etwas dunkler als das übrige Pigment.

Mit der ersten Häutung treten artcharakteristische Merkmale auf, so die breite Querbinde in Abd. III und eine schmale Hinterrandquerbinde in Abd. IV. Mit der 3. Häutung kommen dazu noch in Flecken angedeutete dorsale und laterale Längsbinden.

In den weiteren Häutungen werden die dorsalen und lateralen Flecken immer mehr ausgedehnt. Mit der 7.—8. Häutung besitzen die Tiere folgende Zeichnung: Am Kopf findet sich in der Mitte der Stirn ein Winkelfleck, dazu hinter den Ommen Wangenflecken. Die Antennenbasis ist dunkel. Jetzt tritt auch eine ausgesprochene Antennenfärbung auf. Ant. I und III werden dunkel, II bleibt hell, IV—VI bleiben grau. Auf dem Körper finden sich 4 angedeutete Längslinien, davon zwei laterale, die von Th. II—Abd. II verlaufen, im hinteren Teil bis Abd. IV in einzelne Flecken zerfallen. Die beiden dorsalen Binden gehen von der Mitte des Th. II bis zum Hinterrand von Abd. IV. Zu dieser Körperzeichnung treten noch Querbinden-Elemente in der vorderen Hälfte des Abd. III und am Hinterrand von Abd. IV. In Abd. IV wird zusammen mit der dorsalen Binde ein U-förmiger Fleck gebildet. Die Beine sind noch

verhältnismässig hell, einzig die Tibiotarsen sind in der Mitte schwach grau.

Männchen und Weibchen zeigen in der weiteren Entwicklung der Zeichnung Differenzen, sodass eine Trennung der Schilderung der Zeichnungsentwicklung nach Geschlechtern vorgenommen werden muss.

Männchen.
(Fig. 12 und 14).

Juvenilphase: Die Männchen zeigen eine weitgehende Eindunkelung des Pigmentes in den weiteren Häutungen. Das Pigment wird dunkelbraun bis schwarz. Die Grundfarbe dunkelt

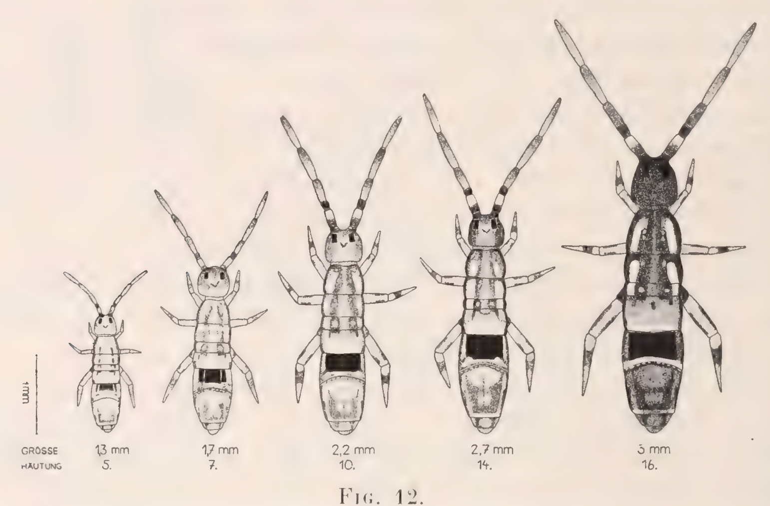


Fig. 12.

Orchesella cincta. Entwicklung der Zeichnung eines Männchens.

ebenfalls weiter in hellbraune bis braune Töne ein. Zugleich ist eine Verdunkelung des vorderen Teils des Kopfes, eine starke Verbreiterung der dorsalen Längsbinden nach der Mitte zu in allen Segmenten, eine stärkere Verdunkelung der Antennen und die Bildung einer ausgezackten Vorderrandquerbinde in Abd. IV zu beobachten.

Im Zeitpunkt der Geschlechtsreife ist die gelbe Grundfarbe nur noch am Hinterrand von Abd. II festzustellen, hellbraune Grundfarbe ist zudem noch in Th. II und III zwischen

den dorsalen und lateralen Längsbinden vorhanden. Das übrige Tier zeigt braunes bis schwarzes Pigment. Die lateralen und dorsalen Längsbinden besitzen Tendenz zur Vereinigung am Vorderund am Hinterrand. An einzelnen Körperstellen treten weisse Haare auf.

In der Adultphase wird das Tier in der 14.-15. Häutung mit Ausnahme der weissbehaarten Stellen und des hinteren Teils des Abd. II grau bis schwarz. Der hintere Teil des Abd. II bleibt weiterhin gelb, ohne sich im Laufe des Wachstums noch zu verändern. Bereits mit der 11.—12. Häutung treten in der distalen Hälfte der Ant. II, dorsolateral in Th. II und III als Flecken, am Hinterrand von Abd. IV seitlich je ein Fleck und am Hinterrand von Abd. II eine durchgehende Binde von weissen Haaren auf.

Weibchen.
(Fig. 13 und 14).

Juvenilphase: Die Weibchen zeigen im Gegensatz zu den Männchen von der 7.—8. Häutung an keine so rasche Eindunkelung. Die Grundfarbe dunkelt höchstens in hellbraune Töne ein und das Pigment wird braun bis dunkelbraun. Die Tendenz zur Verbreiterung der Längsbinden ist nicht so ausgeprägt.

Im Zeitpunkt der ersten Eiablage entspricht die Zeichnung der Weibchen derjenigen eines Männchens von der 9.—10. Häutung. Die lateralen und dorsalen Längsbinden haben sich am Vorder- und Hinterrand von Th. II und III vereinigt, doch ist grösstenteils die mediane Partie des Körpers und der Kopf noch in der hellbraunen Grundfarbe. Das Pigment ist dunkelbraun, weisse Haare sind keine vorhanden.

Adultphase: Die Grundfarbe dunkelt weiter ein und nimmt schliesslich mit der 16.—17. Häutung eine graubraune Farbe an. Das Pigment ist ebenfalls schwarz geworden. Einzelne Partien des Körpers sind noch in der Grundfarbe, so Teile der Antennen, die Kopfmitte, die Körpermitte mit Ausnahme des Abd. III. Dazu sind noch helle Stellen zwischen den teilweise verschmolzenen dorsalen und lateralen Längsbinden vorhanden. Das Pigmentkleid verändert sich nicht mehr. Die Weibchen besitzen im Gegensatz zu den Männchen keine weissen Haare.

Variabilität: Die Variabilität der Zeichnung ist hier grösser als bei anderen Arten, wohl bedingt durch die Tatsache, dass

hier mehr Abweichungen von der Norm durch die in den ersten 15.—20. Häutungen starke fortgesetzte Eindunkelung gegeben sind.

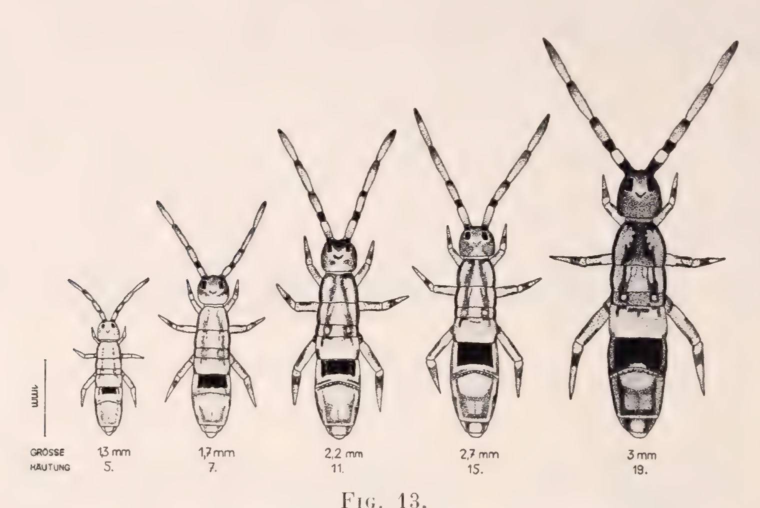


Fig. 13.
Orchesella cincta. Entwicklung der Zeichnung eines Weibchens.



Fig. 14.
Orchesella cincta. Vergleich erwachsener Männchen und Weibchen von der Seite.

Reduktionen einzelner Flecken konnten allerdings nicht beobachtet werden, hingegen zeigten einzelne Individuen Verschiebungen von 2.—3. Häutungen im Auftreten hier geschilderter Zeichnungsformen.

Ein Vergleich mit den aufgestellten Varianten zeigt uns, dass die Varietäten *unifasciata* Nicolet 1841 und *vaga* Linné 1766 lediglich einzelne Stufen innerhalb der Zeichnungsentwicklung eines Individuums darstellen. Die männlichen Jungtiere bis zur 6. Häutung zeigen das Ornament der *unifasciata*. Zwischen der 6. und der 12. Häutung besitzen die Männchen das Ornament der

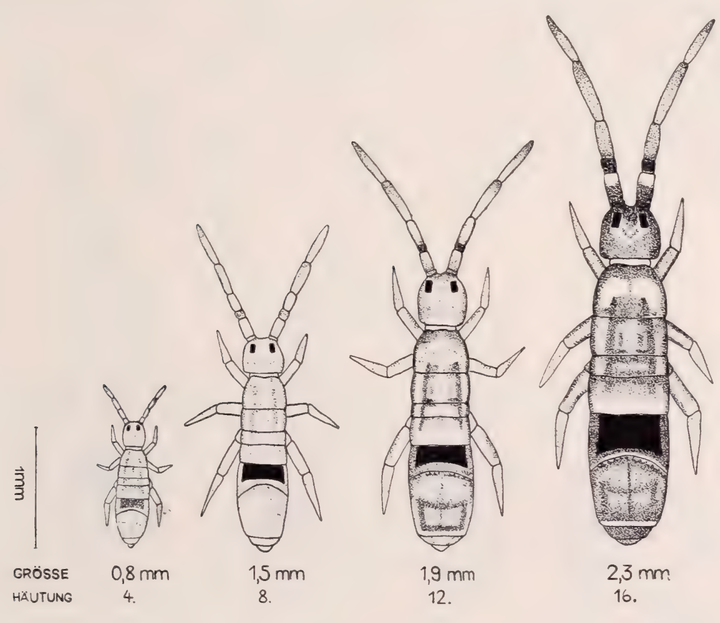


Fig. 15.
Orchesella cincta, ssp. argyrotoxa. Entwicklung der Zeichnung eines Männchens.

f. principalis und wechseln dann in die Zeichnung der *var. vaga*. Die Weibchen erreichen erst mit der 8. Häutung die Zeichnungsform der *f. principalis* und verändern sich nicht mehr (Tabelle 22).

Orchesella cincta ssp. *argyrotoxa* (Latzel 1918) (fig. 15 und 16).

Die Varietät *argyrotoxa* Latzel zeigt eine sehr ähnliche Zeichnungsentwicklung wie die Hauptform und ihr Zeichnungsornament ist nur in wenigen Teilen von derselben verschieden. So besitzt das Jungtier der *O. cincta* ssp. *argyrotoxa* in Th. II und III durchgehende

dorsale Längsbinden. Die älteren Tiere zeigen dazu noch mediane Flecken in Thorax und Abdomen und zudem Vorder- und Hinterrandquerbinden in jedem Segment. Sodann besitzt das adulte Männchen nur auf Th. II weisse Haare, wo sie einen hufeisenförmigen Fleck bilden, und nicht auch noch auf Th. III wie bei der Hauptform. Das Weibchen erreicht diese schwarz pigmentierte Zeichnung der Männchen nicht; es bleibt wie die Weibchen der

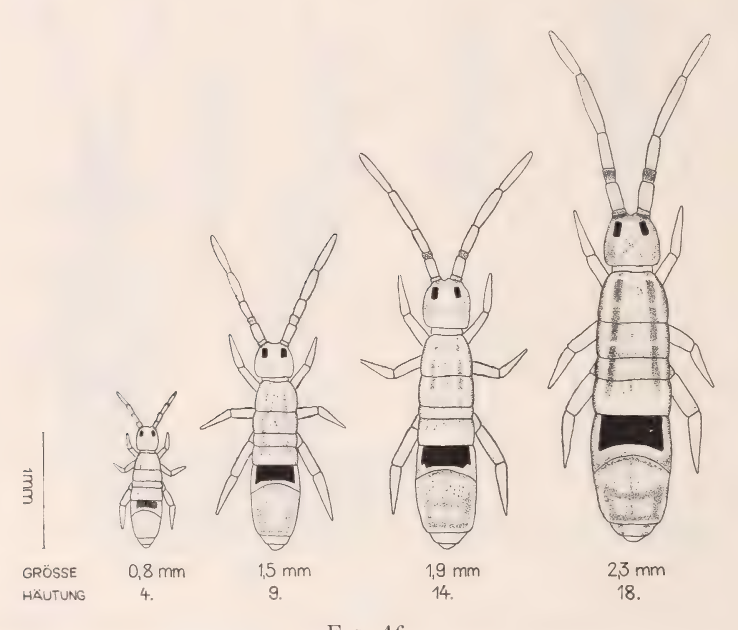


Fig. 16.

Orchesella cincta, ssp. argyrotoxa. Entwicklung der Zeichnung eines Weibchens.

eigentlichen Hauptform auf viel früherer Stufe stehen und besitzt wie diese auch keine weissen Haare.

Vergleichen wir die Zeichnungsentwicklung mit den beschreiebenen Varianten, so kann festgestellt werden, dass Männchen bis zur 9. Häutung der Var. *quadrilineata* Latzel 1921 entsprechen. Zwischen der 9. und der 12. Häutung dürften sie der Var. *fastuosa* Nicolet 1841 angehören. Im weiteren Wachstum besitzen sie die Zeichnung der Var. *argyrotoxa* Latzel 1918. Die Weibchen behalten in ihrer Entwicklung die Zeichnung der Var. *quadrilineata* Latzel bei.

Orchesella flavescens (Bourlet 1842) (Fig. 17-18).

J u v e n i l p h a s e : Frisch geschlüpfte Jungtiere sind durchsichtig mit schwachem gelblichem Schimmer. Mit der 1.—2. Häutung nimmt die Durchsichtigkeit der Tiere wesentlich ab und ihre Grundfarbe wird hellgelb. Dazu treten noch zwei dorsale und zwei laterale gelbe bis hellbraune Längsstreifen, die von Th. II—Abd. V verlaufen, auf. Die dorsalen Längsbinden beginnen bereits am Kopf hinter den Ommen. Bis zur 6.—7. Häutung verbreitern sich einzig diese Streifen, Grundfarbe und Pigment bleiben gleich. Zu dieser Zeit aber geht die Entwicklung der Zeichnung der beiden Geschlechter auseinander, sodass jedes Geschlecht gesondert behandelt werden muss.

Männchen. (Fig. 17).

J u v e n i l p h a s e : Mit der 7.—8. Häutung beginnt sich das Pigment stärker einzudunkeln, es wird braun. Am Vorderrand von Abd. IV bildet sich eine schwach hellbraune Querbinde. Die Grundfarbe wird im weiteren gelb, das Pigment dunkelt sehr schnell ein zu schwarz. Eine Verdunkelung des Kopfes, eine Verbreiterung der dorsalen Längsbinden hauptsächlich in Th. III und die Bildung einer Hinterrandquerbinde in Abd. IV sind zu beobachten.

Im Zeitpunkt der G e s c h l e c h t s r e i f e ist das Pigment nun vorwiegend schwarz und die Grundfarbe dunkelgelb geworden. Die Tiere besitzen vier breite durchgehende Längsbinden, die dorsalen sind in Abd. III unterbrochen, dazu kommt noch eine mediane Verbreiterung der dorsalen Längsbinden im Th. III vorwiegend, im medianen Teil des Abd. I—III einzelne Flecken und eine breite Querbinde in Abd. IV. Dazu ist der Kopf und die Antenne braun bis dunkelbraun. Es treten hier bei den Tieren auch weisse Haare am distalen Teil der Ant. II, seitlich auf Th. II—Abd. I und auf Abd. III und IV auf.

In der A d u l t p h a s e wird der Kopf total schwarz. Ant. I, III und IV und II im proximalen Teil sind ebenfalls schwarz. Alle Pigmentflecken sind mit der 15.—16. Häutung schwarz, damit ist die Zeichnungsbildung abgeschlossen, die Zeichnung verändert

sich im Laufe des weiteren Wachstums der Tiere nicht mehr. Die Grundfarbe der Tiere ist hellbraun.

Weibchen.
(Fig. 18).

J u v e n i l p h a s e : Die Entwicklung der Zeichnung geht hier in der gleichen Richtung wie die der Männchen, nur erreichen

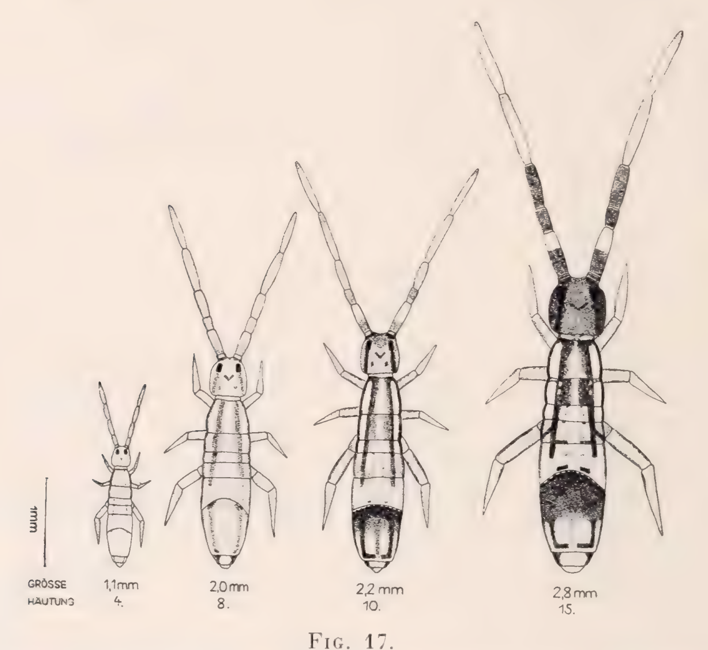


FIG. 17.
Orchesella flavescens. Entwicklung der Zeichnung eines Männchens.

die Weibchen die verschiedenen Stufen der Zeichnung wesentlich später. Die Tiere der Juvenilphase besitzen immer noch die vier braunen Längsstreifen, die Grundfarbe ist immer noch hellgelb.

Im Zeitpunkt der e r s t e n E i a b l a g e beginnt sich langsam die Querbinde in Abd. IV zu bilden.

A d u l t p h a s e : Mit der 18. Häutung wird die Zeichnung des Männchens im Stadium der 11.—12. Häutung erreicht. Erst die 24.—25. Häutung zeigt die Weibchen mit der endgültigen, keinen Veränderungen mehr unterworfenen Zeichnung.

V a r i a b i l i t ä t : Neben der oben geschilderten Zeichnung

treten zuweilen noch Tiere mit durchgehenden Längsbinden in Abd. III auf. In älteren Stadien zeigen sie sodann eine dunkle Ant. II (also keine weissen Haare im distalen Teil). In den übrigen Teilen ist die Zeichnung nicht zu unterscheiden von der oben geschilderten. Oft zeigen sich aber auch bei der oben geschilderten

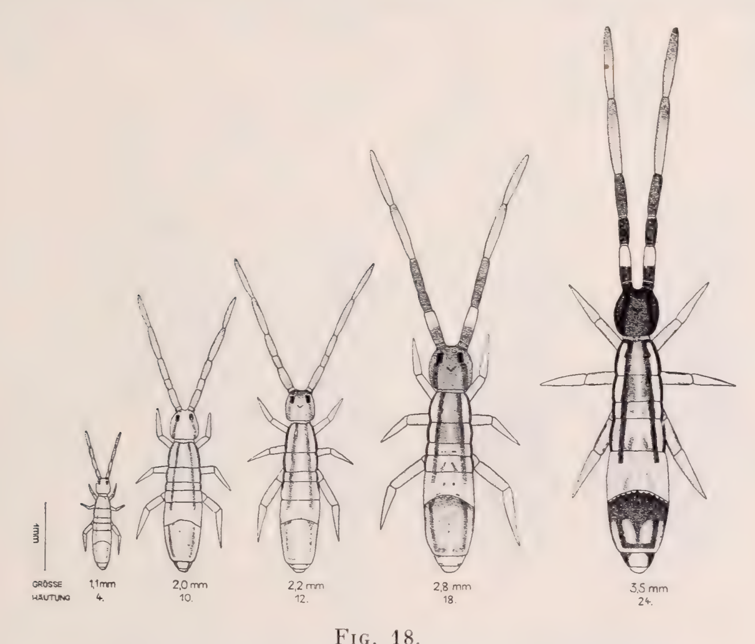


Fig. 18.

Orchesella flavescens. Entwicklung der Zeichnung eines Weibchens.

Zeichnung Variationen in der Fleckenausbildung im medianen Teil des Abd. I-III.

Jungtiere der *Orchesella flavescens* besitzen das Ornament der var. *pallida* Reuter 1895. Die Männchen gehen mit der 9. Häutung in die f. *principalis* Reuter 1895 über und erreichen mit der 12. Häutung die Zeichnung der var. *melanocephala* Nicolet 1841, deren endgültigen Zustand sie mit der 15.—16. Häutung erreichen. Nach der 16.—17. Häutung ist keine Veränderung der Zeichnung mehr zu beobachten. Die Weibchen erreichen die Zeichnungsform der f. *principalis* etwas später, wechseln mit der 18. Häutung in die var. *melanocephala*. Das endgültige Kleid der *melanocephala* tritt aber erst mit der 24.—25. Häutung auf.

Orchesella capillata Kos 1936 (Fig. 19).

Die vorliegende Art zeigt, aus wenigen Zuchtergebnissen zusammengestellt, folgende Entwicklung des sehr spärlichen Pigmentes. Frisch ausgeschlüpfte Tiere sind durchscheinend und von hellgelber Farbe. In der 1.—2. Häutung tritt aber bereits das dunkel-

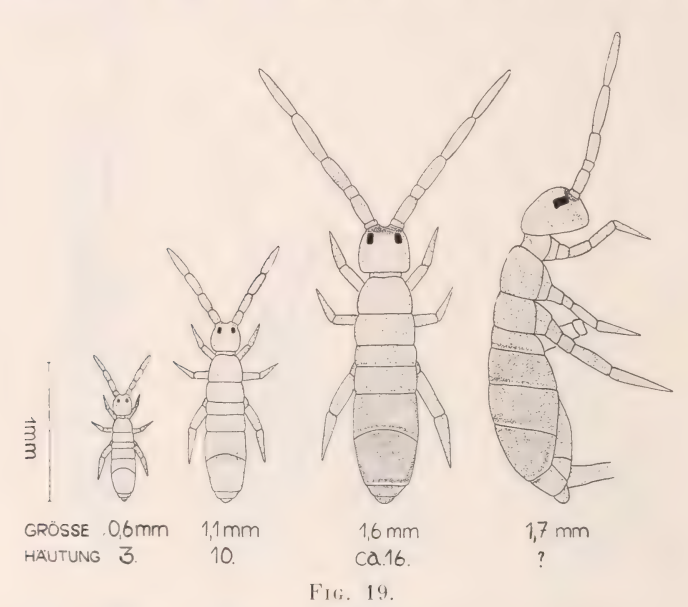


Fig. 19.
Orchesella capillata. Entwicklung der Zeichnung, dazu noch ein Tier von der Seite.

graue bis schwarze Augenkonnektiv hervor. Tiere nach der 3. Häutung besitzen eine dunkle, graue Antennenbasis und ein Augenkonnektiv. Sonst sind am Körper nur Schattierungen von Pigment anzutreffen. Eine, allerdings oft unterbrochene Mittellinie verläuft über den ganzen Körper. Sie ist bei den meisten Individuen, wenn auch nur in wenigen Fragmenten, vorhanden. Einzelne Segmentränder des Abdomens sind etwas dunkler als die Grundfarbe. Die Antennen sind ungefärbt. Eine weitere Veränderung der Zeichnung vollzieht sich nicht bis zur 10. Häutung. Es wird einzig das Pigment am Körper grau und die Grundfarbe schmutziggelb.

In den weiteren Häutungen konnten die Tiere nicht mehr beobachtet werden, doch herrschte in der Verteilung der Flecken kein

Unterschied zwischen älteren gehaltenen und eingebrachten und zwischen aufgezüchteten Individuen der 10. Häutung.

Es handelt sich hier um Tiere mit diffus verteiltem, kaum sichtbarem Pigment. Vielleicht aber darf hier auch nur eine Verdichtung der Grundfarbe als Ursache der stärkeren Eindunkelung im Abdomen angenommen werden.

Orchesella arcuata n. sp. (Fig. 20-21).

Orchesella arcuata zeigt keine Veränderungen ihres Pigmentkleides. Die ausschlüpfenden Jungtiere sind hyalin mit violettem Schimmer von Pigment. Mit der 1. Häutung tritt bereits die Pigmentierung, wie sie Fig. 20 *a* darstellt, auf. Die Grundfarbe ist schwach gelblich, das Pigment violett. Obschon es uns nicht gelang die Jungtiere längere Zeit zu züchten, so können wir doch annehmen, dass sie ihre Zeichnung nicht mehr verändern, denn die Eltern zeigten bereits das gleiche Ornament. Das Auftreten wesentlich dunklerer Varianten (Fig. 20 *b*) müssen wir später mit genügendem Material zu klären versuchen.

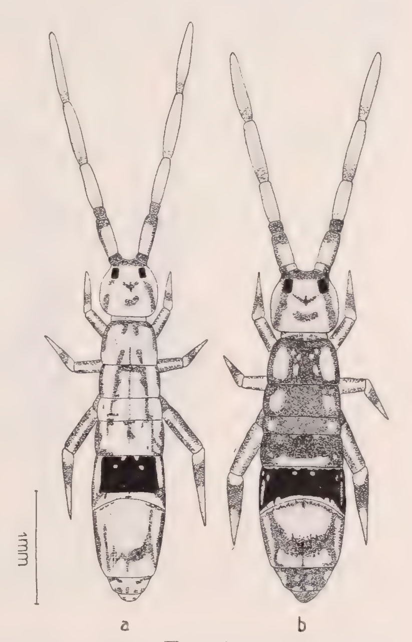


FIG. 20.
Orchesella arcuata.
a) Typusexemplar.
b) Sehr dunkles Tier.

Die Art besitzt gewisse Aehnlichkeit mit der *Orchesella cincta* auf Grund der dorsalen und lateralen Längsbinden und der breiten Querbinde in Abd. III. Doch ist die Zeichnung auf Abd. IV anders gestaltet. Statt der U-förmigen Hinterrandquerbinde ist bei der *Orchesella arcuata* eine mehr bogenförmige Querbinde vorhanden, die nicht an den Hinterrand reicht. Zudem ist bei *O. arcuata* im Gegensatz zur *Orchesella cincta* eine Mediane vorhanden.

Die Beobachtungen über die Entwicklung und die Veränderung

der Zeichnung erlauben uns einen Vergleich [1] mit den bei jeder Art beschriebenen Varianten anzustellen.

Grösstenteils handelt es sich hier um Varianten, die bisher als sozusagen isoliert dastehend, betrachtet wurden. Die Tabelle 22 zeigt uns aber, dass einzelne, der bis jetzt benannten Varianten, nomenklatorisch fallen gelassen werden müssen. Sie bezeichnen entweder Männchenformen oder Altersstufen einzelner Arten und

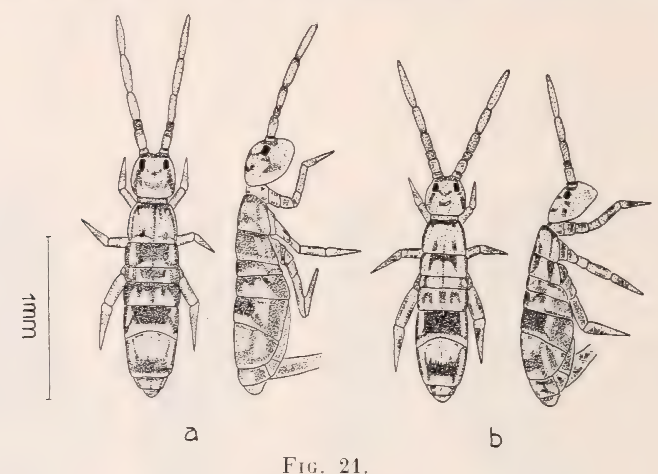


Fig. 21.

Orchesella arcuata. a) und *b)* junge Tiere in verschiedener Ausbildung der Zeichnung.

werden von allen entsprechenden Individuen im Laufe ihrer persönlichen Entwicklung erreicht, falls ihr Leben nicht zufällig vorzeitig einen Abschluss findet. So können wir nicht von einer einheitlichen Färbung bei einzelnen Arten sprechen. Jedes Tier präsentiert sich in der Zeichnungsausbildung, die seinem jeweiligen Häutungsstadium entspricht.

VIII. ZUR MORPHOLOGIE UND SYSTEMATIK

Wie bereits an verschiedenen Stellen betont wurde, ist es sehr schwierig die Arten der Gattung *Orchesella* nach besonderen morphologischen Merkmalen auseinander zu halten. Wenn wir nun

[1] Vorgängig einer beabsichtigten Revision der Systematik der Orchesellen sollen hier einzig die Resultate unserer Untersuchungen zusammenfassend behandelt werden.

auch in erster Linie eine Differenzierung der verschiedenen Arten nach ihrer Tracht als bestes Merkmal vorgenommen haben, so wurde doch auch der Versuch unternommen, die bisherigen traditionellen Merkmale eingehend zu vergleichen.

Ganz oberflächlich betrachtet fallen bei den *Orchesellen* zwei wesentlich verschiedene Gruppen auf, welche sich nach ihrer

Tabelle 22.

Zusammenstellung der Zeichungsentwicklung verschiedener Orchesellenarten.

ORCHESELLA

bifasciata Nicolet 1841		f. principalis	var. intermedia Agren 1903	var. multifasciata Uzel 1891
cincta Linné 1758	♂	var. unifasciata Nicolet 1841	f. principalis	var. vaga Linné 1766
	♀	var. unifasciata Nicolet 1841	f. principalis	
cincta ssp. argyrotoxa Latzel 1918	♂	var. quadrilineata Latzel 1921	var. fastuosa Nicolet 1841	var. argyrotoxa Latzel 1918
	♀	var. quadrilineata Latzel 1921		
flavescens (Bourlet 1839)	♂	var. pallida Reuter 1895	f. principalis	var. melanocephala Nicolet 1841
	♀	var. pallida Reuter 1895	f. principalis Reuter 1895	var. melanocephala Nicolet 1841

0 5 10 15 20 25 30

HÄUTUNGEN

Körpergrösse stark unterscheiden. Grosse Formen mit relativ langen Antennen, wie *villosa*, *cincta*, *quinquefasciata* und *flavescens* mit den ihnen zugeordneten Formen und Varietäten, erreichen eine maximale Körpergrösse von 4—5 mm. Sie fallen so, als zu den grössten unserer Collembolenformen gehörend, jedem Betrachter sofort auf. Ihnen stehen die kleinen, eher gedrungenen Arten mit relativ kurzen Antennen gegenüber (Körpergrösse 2—3 mm).Es handelt sich hierbei um Formen, die auch ihrer meist versteckten Lebensweise wegen kaum auffallen oder mit Arten der Gattung Entomobrya oberflächlich betrachtet, verwechselt werden können (*O. arcuata*, *bifasciata*, *capillata*, *jurassica*, etc.).

Vergleichende Masszahlen, welche im allgemeinen die Beziehungen einzelner Körperteile unter sich näher umschreiben, dürften von geringem Wert sein, namentlich wenn nicht voll ausgewachsene

Adulttiere zu vergleichenden Untersuchungen vorliegen. Es wird deshalb davon abgesehen, solche Zahlen zu verwenden.

Kos und andere Autoren messen der Stellung der Ommen im Augenfleck systematischen Wert bei. Wir können aus zahlreichen Untersuchungen dieses Organs keine Differenzen angeben, die gestatten würden, dem Ommenfleck systematische Bedeutung zu verleihen. Kleinere Differenzen ergaben sich sogar innerhalb einer Art; sie sind somit individueller Natur.

Grosse Bedeutung soll sodann der Beschaffenheit der Klaue zukommen. Sie weist auf der Innenkante eine Anzahl Zähne auf,

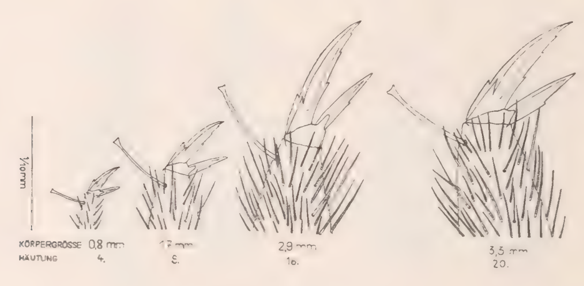


FIG. 22.

Orchesella cincta. Veränderungen der Klaue III im Laufe des Wachstums.

deren Stellung zueinander, wie auch zum Empodialanhang in Beziehung gebracht worden sind. Die Bewertung ist verschieden erfolgt. Ursprünglich verwendeten SCHÄFFER (1900 *a*), AGREN (1903) und JONESCO (1915) die Ventralseite der Klaue als Einheit und bezogen die Länge des Keulenhaares darauf. Zudem verwendeten sie noch die Länge des Empodialanhanges zur Entfernung des Aussenzahnes von der Spitze. Erst STACH (1922 *b*), DENIS (1938 *c*) und GISIN (1946) haben die einzelnen Verhältnisse in ihren Arbeiten genau definiert [1]. Doch sind auch hier wie bei den Massverhältnissen einzelne Unterschiede in den Verhältniszahlen der Klaue sehr gering und deshalb ist auch hier eine genaue Differenzierung nicht möglich.

[1] Mit den Klauenmessungen übernehmen wir die Methode, die DENIS (1938 *c*) und GISIN (1946) angeben. Folgende Verhältnisse wurden dabei verwendet: Die Länge der Klaueninnenkante zum Basisabstand des Proximalzahnpaares, zur Länge des Keulenhaares und zur Aussenkante des Empodialanhanges. Ferner geben wir noch das Verhältnis der äusseren Kante des Empodialanhanges (EA) zum Basisabstand des Aussenzahnes des EA an. Alle Angaben von Verhältnissen geschehen in Prozenten der Klaueninnenkante oder des EA (beim Aussenzahn).

Vergleichen wir nun die Klauen adulter Formen untereinander, so ergibt sich, dass die Unterschiede, wenn von solchen überhaupt gesprochen werden kann, nicht genügen die Arten zu differenzieren.



FIG. 23.

Orchesella villosa. Veränderungen der Klaue III im Laufe des Wachstums.

Die Klauenstruktur kann also heute höchstens für die ganze Gattung als generisches Charakteristikum Verwendung finden.

Eindeutig konnten wir feststellen, dass alle Verhältnisse im Laufe des Wachstums ungefähr konstant bleiben mit Ausnahme des Verhältnisses der Klaueninnenkante zum Keulenhaar. Diese Proportion wird mit zunehmendem Alter immer kleiner, d. h. das Keulenhaar macht das proportionale Wachstum der Klauenelemente nicht mit. So ergeben sich z. T. innerhalb einer Art bedeutende Verschiebungen dieses Verhältnisses. Messungen an Tieren von *O. flavescens* z. B. ergaben für die relative Länge des Keulenhaares verglichen mit der Klaue bei Tieren der Körpergrösse von 1 mm 140—145%, bei Tieren von 3,3 mm Körpergrösse noch 100—110%. Ganz im Gegensatz zu *Tomocerus*, wo die Klaue und ihre Bewaffnung im Laufe der Entwicklung sich stark verändert (HANDSCHIN 1924), konnten wir keine morphologischen Veränderungen an der Klaue von *Orchesellenarten* beobachten. Junge Tiere besitzen bereits die zwei Proximalzähne und die zwei

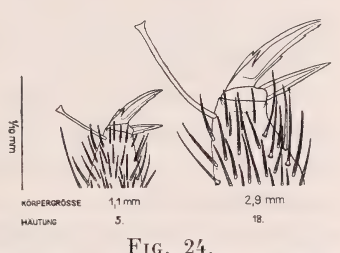


FIG. 24.

Orchesella flavescens. Veränderungen der Klaue III im Laufe des Wachstums.

Distalzähne. Einzig über die Anwesenheit des Aussenzahnes des Empodialanhanges bei kleinen Individuen kann nichts bestimmtes ausgesagt werden (Fig. 22-24).

Auch in der Furka und den Mukronen zeigen sich zwischen den einzelnen Arten keine Unterschiede. Das männliche Manubrialorgan ist bis heute noch so wenig beobachtet worden, dass es vorläufig als Merkmal nicht in Frage kommt.

Im folgenden sollen zwei neue Arten beschrieben werden, die wir Gelegenheit hatten in der Schweiz zu finden. Zu einem Teil wurden Exemplare dieser Arten *(O. jurassica* und *arcuata)* in unseren Zuchten aufgezogen.

Orchesella arcuata n. sp.
(Fig. 20—21, 25).

D i a g n o s e :

Körpergrösse bis 2,7 mm.

Die Grundfarbe ist hellgelb, bei älteren Tieren hellgrau, das Pigment bei jungen Exemplaren violett und dunkelt bei älteren Individuen zu schwarz ein.

Antennenbasis und Augenkonnektiv am Kopf dunkel, vom Hinterende der Ommen ausgehend einen schmalen Winkelfleck, in der Kopfmitte einen grösseren, breiten und kurzen Winkelfleck. Seitliche Wangenflecke von den Ommen ausgehend nach hinten verlaufend.

Ant. I und III schwarz, II mit distaler schwarzer Binde und äusserem Längsstreifen, IV schwach grau, distal schwarz, V proximal und distal mit schmalem schwarzem Ring, VI nur noch mit proximalem Ring.

Spuren von 5 Längsbinden über den Körper von Th. II—Abd. V verlaufend. Eine schmale mediane, zwei laterale und zwei nach aussen divergierende dorsale Längsbinden. Die Längsbinden können oft auch in einzelne Flecken aufgelöst sein. Dazu treten noch in jedem Segment mehr oder weniger breite Flecken einer Vorderrandquerbinde, welche die mediane und die dorsalen Längsbinden miteinander verbindet. In Abd. III eine breite Querbinde, in Abd. IV eine bogenförmige Hinterrandquerbinde, die beide dorsalen Binden miteinander verbindet. Die Femora sind dunkel, die

Tibiotarsen im mittleren Teil ebenfalls. Die zwei distalen, inneren Ommen sind etwas kleiner als die übrigen 6.

Der Basisabstand des Proximalzahnpaares beträgt im Mittel 47% (44-50%). Das Keulenhaar ist fast so lang oder auch wesentlich kürzer als die Klaue (91-140%). Der Empodialanhang ist im Mittel 71% (65-81%) der Klaue und der Basisabstand des Aussen-

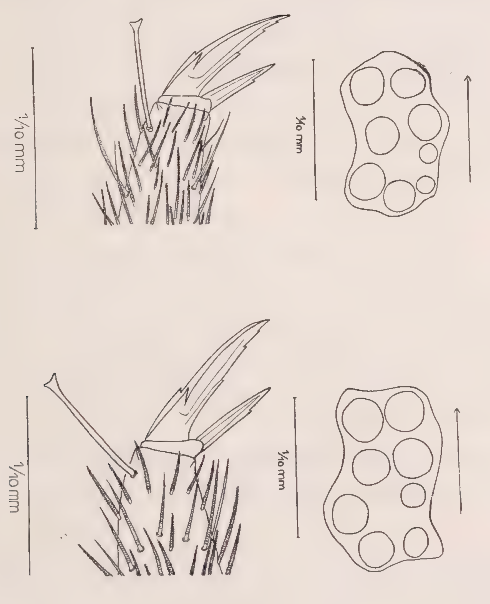


Fig. 25.
oben: *Orchesella jurassica.* Klaue III und linker Ommenfleck.
unter: *Orchesella arcuata.* Klaue III und linker Ommenfleck.

zahnes des Empodialanhanges beträgt im Mittel 69% (62—75%) der ganzen Länge des Empodialanhanges.

Neben dem beschriebenen typischen Zeichnungsmuster finden sich oft wesentlich dunklere Varianten. Die Variabilitätsbreite ist hier sehr gross, auch kleine Tiere können bereits eine stark eingedunkelte Zeichnung besitzen. Eine Eindunkelung im Laufe des Wachstums des Individuums scheint also hier ausgeschlossen zu sein (Fig. 20 *b*). So können in Th. II und III die mittleren Partien extrem schwarz werden und dazu noch in Abd. I, II und V ebenfalls eindunkeln. Total ausgefärbte Tiere besitzen dann nur noch Flecken in der Grundfarbe seitlich in Th. II—Abd. I, wenige Flecken in Abd. II und III und eine vordere helle Hälfte in Abd. IV.

Nach dem Auftreten des Pigmentes, besonders der breiten Querbindenbildung in Abd. III und der oft starken Gesamteindunkelung, die an *Orchesella cincta* Linné erinnert, muss die vorliegende Art wohl trotz ihrem alpinen Vorkommen in deren Nähe zu plazieren sein. Bei *Orchesella cincta* finden wir aber nie die starke Eindunkelung auf Abd. II, wie sie hier bei der *O. arcuata* auftritt. Auch kann nach der Färbung der Antennen die Zuweisung zu *cincta* nicht erfolgen, denn *cincta* besitzt im proximalen Teil der Ant. II kein Pigment und weisse Haare, im Gegensatz zur *O. arcuata*, die dort einen Streifen von schwarzem Pigment besitzt.

Kos (1936) hat aus dem jugoslavischen Tieflande verschiedene Formen von *cincta* beschrieben, von denen einige gewisse Aehnlichkeit mit der *Orchesella arcuata* besitzen. So ist die Zeichnung der *thoraco-pentataeniata*, der *thoracotaeniata-obscura* und der *thoracoarcuata*-Variante sehr ähnlich, doch besteht daneben ein Unterschied noch in den Verhältnissen des Keulenhaars, das bei der Kos'schen Form im Mittel 83% beträgt. Der Aussenzahn des Empodialanhanges liegt bei der Kos'schen Form wesentlich tiefer (55%) als bei *arcuata* mit einem Basisabstand von 69%.

Auch die als Sammelbegriff aufzufassende *Orchesella alticola* Uzel 1891 lockt mit ihrem wahrscheinlich variablen Kleide zu Vergleichen. Doch wird es gut sein den Namen *alticola* Uzel für unsere alpinen Formen zurückzustellen, bis an einem genügenden grossen Material und an Zuchten diese Art gründlich analysiert worden ist. Die *Orchesella alticola* Uzel besitzt im übrigen keine durchgehende Querbinde in Abd. III. Dagegen besteht die Möglichkeit, dass sie von Handschin (1924) als dunkle Form seiner *O. alticola* in seinen Abbildungen 132-136 gezeigt wurde, doch die für die Art charakteristische hellere Form wurde wahrscheinlich bisher nicht gefunden.

Fundorte:

Davos-Monstein, oberhalb der Oberalp, 1900 m, 1.—3.9.46., Weide, auf zusammengetragenen Steinen und unter Steinhaufen ohne direkte Vegetation, trocken, viele Expl.

Arosa, Schwellisee, 2100 m, 15.8.46., Weide, gleiches Biotop wie oben, 8 Expl.

Arosa, Weg nach dem Weisshorn, 2200 m, 15.8.47., auf trockenen Steinen, gleiches Biotop wie oben, viele Expl.

Typusexemplare der *O. arcuata* n. sp. befinden sich im Basler Naturhistorischen Museum.

Orchesella jurassica n. sp.
(Fig. 11, 25).

Die vorliegende, uns aus wenigen Fundorten bisher bekannte neue Art lässt sich in die bereits bestehenden und beschriebenen Arten nicht einordnen. Wir geben ihr den Namen *Orchesella jurassica* in Anbetracht der Fundorte, die bis heute ausnahmslos im Jura liegen.

Diagnose:

Körpergrösse maximal bis 2,3 mm.

Die Grundfarbe ist gelb bis schmutziggelb, das Pigment bei jungen Tieren violett, bei älteren schwarz.

Der Kopf besitzt ein breites Augenkonnektiv, einen kleinen Winkelfleck in der Stirnmitte und einen grösseren vorne zwischen Ommen und Antennen.

Ant. I und II haben am distalen Rand je einen Fleck.

Die ausgewachsenen Tiere haben ausserdem noch Ant. IV—VI dunkelgrau.

Th. II—Abd. III mit mehr oder weniger breiten Querbinden am Vorderrand, die sich in einzelnen Segmenten seitlich fortsetzen. Th. II und III und Abd. II ausserdem noch dorsale Flecken. Abd. II und III mit medianen Hinterrandflecken, die hauptsächlich in Abd. III mit den Vorderrandbinden verbunden sein können. Abd. IV mit schmaler medianer Vorderrandbinde und medianen und seitlichen Flecken am Hinterrand. Abd. V mit Vorder- und Hinterrandflecken.

Aeltere Tiere sind z. T. mit grauen Haaren auf dem Kopf, Th. II, Abd. II—IV besetzt. Alle Pigmentflecken besitzen auffallend scharfe Konturen.

Die zwei inneren distalen Ommen sind etwas kleiner als die übrigen 6.

Der Basisabstand des Proximalzahnpaares beträgt nach unseren Messungen 42—50% (im Mittel 46%) der Klauenlänge. Die Länge des Empodialanhanges ist 56—78% (im Mittel 68%) der Klauenlänge. Der Aussenzahn des Empodialanhanges liegt in der distalen

Hälfte des EA (59-72%, im Mittel 65%). Das Keulenhaar liegt zwischen 118 und 87% der Klauenlänge. Die Klaue ist schmal, der Empodialanhang im Vergleich mit anderen Arten breit. Die beiden Distalzähne sind scharf, während die Proximalzähne eher schwach ausgebildet sind. Der Aussenzahn des EA ist im Vergleich mit anderen Arten (*O. cincta* etc.) eher schwach.

Die Variabilität der Zeichnung ist nicht gross, die Tiere zeigen keine nennenswerte Veränderung ihres Kleides während des Grössenwachstums. Eine Variabilität zeigen einzig Abd. III und IV, wo die Fleckenverteilung bei verschiedenen Individuen etwas verschieden sein kann. Es wechselt sodann mit dem Alter die Grundfarbe von gelb zu schmutziggelb und das Pigment von violett zu schwarz.

Die Form besitzt gewisse Aehnlichkeit mit der *Orchesella litoralis* Brown 1925. Beide stimmen in gewissen Teilen des Ornamentes überein. Ebenso zeigt sich Uebereinstimmung der Klauenverhältnisse, soweit diese von Brown angegeben wurden. Doch fehlt der Abbildung bei Brown, das der *Orchesella jurassica* charakteristische breite Augenkonnektiv. Alle Segmente mit Ausnahme des Abd. III zeigen ein ähnliches Zeichnungsbild. *Orchesella jurassica* besitzt aber in Abd. III am Vorderrand eine mehr oder weniger breite Querbinde, die aber auch in einzelne Flecken zerfallen kann. Dagegen hat *O. litoralis* eine breite Querbinde am Hinterrand und nur eine schmale Vorderrandquerbinde.

Eine Aehnlichkeit und Verwandschaft mit der *O. bifasciata* Nicolet ist nicht abzustreiten. Beide besitzen ähnlich Biotope und stimmen in Körpergrösse und Klauenverhältnissen weitgehend überein. Wesentlich verschieden ist einzig die Zeichnung, bei der wir keine gemeinsamen Merkmale finden konnten und demnach die *O. jurassica* als eigene Art aufstellen mussten.

Die Form wurde gefunden bei:

Mariastein, Kehlengrabenschlucht, 630 m, April bis Dezember, an überhängendem Moos (Neckera crispa Hedw.), viele Expl.

Liestal, Oristal, 380 m, 15.7.46., Wald, in trockenem Baumoos, 1 Expl.

Weissenstein, 1000 m, Nesselboden, 17.10.46., Wald, feuchtes Moos, 2 Expl.

Typusexemplare der *Orchesella jurassica* n. sp. befinden sich im Basler Naturhistorischen Museum.

IX. ZUSAMMENFASSUNG

1. Die Aufzucht von Orchesellen bereitet bei Berücksichtigung der ökologischen Besonderheiten keine Schwierigkeiten. Einfache Methoden zur Aufzucht und Weiterzucht von Collembolen bei verschiedenem Feuchtigkeitsgehalt konnten ausgearbeitet werden.

2. Zur Zucht wurden Orchesellen aus der Schweiz, vornehmlich der Umgebung Basels, des Juras und der Alpen verwendet. Weiterzüchten, resp. aus dem Ei aufziehen konnten wir folgende Arten: *Orchesella arcuata* n. sp., *bifasciata* Nicolet, *bifasciata* ssp. *conspersa* Latzel, *capillata* Kos, *cincta* Linné, *cincta* ssp. *argyrotoxa* Latzel, *flavescens* Bourlet, *jurassica* n. sp., *quinquefasciata* Bourlet und *villosa* Geoffroy.

3. Die Dauer der Entwicklung ist abhängig von der Temperatur. Die Eier der *Orchesella*-Arten brauchten zu ihrer Entwicklung 6-22 Tage je nach der Zuchttemperatur.

4. *Orchesella cincta*, *villosa* und *flavescens* legten bei einer Körpergrösse von 2,3—2,9 mm im 10.—12. Häutungsstadium ihre ersten Eier ab. Weitere 2—3 Ablagen eines Weibchens erfolgten je nach 4—5 Häutungen. Ein Weibchen legte ungefähr 60—80 Eier im Laufe seines Lebens. Die Juvenilphase bis zur 1. Eiablage betrug je nach der Temperatur 33—184 Tage. Die Zahl der Häutungen in dieser Zeit ist bei allen Weibchen konstant (10—12 Häutungen). Das Erreichen der Geschlechtsreife ist demnach an bestimmte Häutungsstadien gebunden und nicht an die zeitliche Dauer der Juvenilphase.

5. Eiablagen erfolgen in Zuchten wie im Freien zu jeder Jahreszeit, doch finden sie bei Orchesellen im Freien während des Winters sicher infolge der tiefen Temperaturen nicht statt.

6. In nur zwei Fällen konnte an Gelegen älterer isoliert gehaltener Weibchen von *O. cincta* und *villosa* parthenogenetische Entwicklung der Jungen nachgewiesen werden, sie dürfte jedoch bei Collembolen nur als fakultative Erscheinung auftreten.

7. Der Häutungsvorgang konnte mehrfach beobachtet werden. Die Häutungsintervalle eines Individuums sind im allgemeinen nicht konstant, so konnten wir Intervalle zwischen 2 und 29 Tagen feststellen. Bei konstanter Temperatur zeigen sich keine so grossen Differenzen (Intervalle von 2—8 Tagen bei 18—22° C). Bei Geschwistertieren sind ebenfalls Schwankungen in ihren Häutungsintervallen von einigen Tagen zu beobachten. Im Durchschnitt zeigen *O. cincta* und *villosa* 30-40 Häutungen. In einem einzelnen Falle konnten bei *Orchesella villosa* bis 50 Häutungen festgestellt werden.

8. Die Häutungszahl und die Lebensdauer der Männchen ist geringer als die der Weibchen. Unterschiede in den Häutungsintervallen hingegen existieren keine.

9. Die Häutungsintervalle sind temperaturabhängig, tiefe Temperaturen verlängern die Zeit zwischen zwei Häutungen bedeutend.

10. Frisch geschlüpfte Jungtiere von *Orchesellen* besitzen eine Körpergrösse von 0,35—0,5 mm. *Orchesella cincta*, *flavescens*, *quinquefasciata* und *villosa* zeigen in der Juvenilphase von Häutung zu Häutung ein Wachstum von 0,1—0,15 mm, in der Adultphase nimmt das Wachstum wesentlich ab und mit der 25.—30. Häutung erreichen die Formen ihre maximale Körpergrösse. *Orchesella bifasciata*, *capillata* und *jurassica* besitzen pro Häutung nur einen Zuwachs von 0,05-0,1 mm. Mit der 15.—20. Häutung hört ihr Wachstum auf. Der Zuwachs der *Orchesella cincta*, *villosa* und *flavescens* im Adultstadium beträgt 60-70% der Körpergrösse im Zeitpunkt der Geschlechtsreife.

Die Männchen zeigen anfänglich rascheres Körperwachstum als die Weibchen, erreichen aber die Körpergrössen der Weibchen nicht.

11. Die meisten untersuchten *Orchesellen* zeigen Veränderungen ihrer Zeichnung im Laufe des Wachstums. Die Entwicklung der Zeichnung geht aus von hellen Varianten beim Jungtier und endigt in stark eingedunkelter Zeichnung bei maximal ausgewachsenen Tieren.

Frisch geschlüpfte Jungtiere sind durchscheinend, schwach violett gefärbt und besitzen noch keine Zeichnung. Bereits mit der 1.—2. Häutung treten bei allen Formen die für die einzelnen Arten charakteristischen Zeichnungsbilder hervor. Die einzelnen Zeichnungsornamente beginnen sich in den weiteren Häutungen zu verändern und einzudunkeln. Bei einzelnen Arten zeigt sich neben dem normalen Wachstum der Flecken, das proportional mit dem Körperwachstum verläuft, eine weitgehende Verbreiterung der bestehenden Flecken und zugleich auch eine Bildung neuer Flecken.

12. In der im Laufe des Wachstums veränderten Tracht der einzelnen Arten treten dabei nacheinander im Laufe der Entwicklung systematisch unterschiedene Zeichnungsvarianten auf. Diese Tatsache macht eine systematische Revision der aufgestellten Formen und Varianten nötig. So zeigen *Orchesella bifasciata*, *cincta*, *cincta* ssp. *argyrotoxa* und *flavescens* solche Folgen einzelner früher aufgestellter systematischer Varianten.

13. Trotz ihrer Variationsmöglichkeit als Folge von physiologisch bedingten Einflüssen (Alter, Aussenfaktoren) bleibt momentan die Zeichnung einziges systematisches Unterscheidungsmerkmal.

14. Im untersuchten Material fanden sich zwei Arten, welche neu beschrieben werden, die bisher nur alpin nachgewiesene *Orchesella arcuata* und die uns erst aus wenigen Fundorten aus dem Jura bekannte *Orchesella jurassica*.

X. LITERATUR-VERZEICHNIS

1934. Agrell, J. *Studien über die Verteilung der Collembolen auf Triebsandböden*, Ent. Tidskr., p. 181.

1941. —— *Untersuchungen zur Oekologie der Collembolen*, Opusc. Ent., vol. **3**, Suppl.

1903. Ågren, H. *Apterygotenfauna Südschwedens*, Stett. Ent. Z., p. 113.

1932. Bonet, F. *Introducción al estudio de los colembolos*, Rev. Soc. Ent. Argentina, vol. **1**, p. 36.

1934. —— *Colembolos de la Republica Argentina*, Eos, vol. **9**, p. 123.

1841. Bourlet, M. *Mémoire sur les Podurides*, Ann. Soc. Ent. France, vol. **10,** Bull, p. 57.

1842. —— *Mémoire sur les Podurides*, Mém. Soc. R. Agric. Dept. Nord, Douai, p. 89.

1925. Brown, J. M. *On a new shore-dwelling Collembolan*, Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. 9, vol. **16,** p. 155.

1931. Davidson, J. *The influence of temperature on the incubation period of the eggs of Sminthurus viridis*, Austr. J. Exper. Biol. Med. Sc., vol. **8,** p. 143.

1932 *a.* —— *Resistance of the eggs of Collembola to draught conditions*, Nature, vol. **129,** p. 867.

1932 *b.* —— *Factors affecting oviposition of Sminthurus viridis*, Austr. J. Exper. Biol. Med. Sc., vol. **10,** p. 1.

1932 *c.* —— *On the viability of the eggs of Sminthurus viridis in relation to their environment*, Austr. J. Exper. Biol. Med. Sc., vol. **10,** p. 65.

1933 *a.* — *Effects of rainfall-evaporation on insects inhabiting the soil surface*, Nature, vol. **131,** p. 837.

1933 *b.* —— *The environmental factors affecting the development of the eggs of Sminthurus viridis*, Austr. J. Exper. Biol. Med. Sc., vol. **11,** p. 9.

1933 *c.* —— *The distribution of Sminthurus viridis in South Australia, based on rainfall, evaporation and temperature*, Austr. J. Exper. Biol. Med. Sc., vol. **11,** p. 59.

1926. Davies, W. M. *Collembola injuring leaves of mangold seedlings*, Bull. Ent. Res., vol. **17,** p. 159.

1928 *a.* —— *On the economic status and bionomics of Sminthurus viridis*, Bull. Ent. Res., vol. **18,** p. 291.

1938 *c.* —— Denis, J. R. *Collemboles d'Italie, principalement cavernicoles, sixième note*, Boll. Soc. Adriatica Sci. Nat. Trieste, vol. **36,** p. 95.

1932. Falkenhan, H. *Biologische Beobachtungen an Sminthurides aquaticus*, Z. wiss. Zool., Abt. A, vol. **141,** p. 525.

1906. Folsom, J. W. und Welles, M. U. *Epithelial Degeneration, Regeneration and Secretion in the Mid-Intestine of Collembola*, Univ. Illinois Bull., vol. **4**, nº 6, p. 100.

1764. Geoffroy, M. *Histoire abrégée des Insectes*, éd. I, vol. **2,** p. 605.

1943. Gisin, H. *Oekologie und Lebensgemeinschaften der Collembolen im schweizerischen Exkursionsgebiet Basels*, Rev. suisse Zool., vol. **50,** p. 131.

1944. —— *Hilfstabellen zum Bestimmen der holarctischen Collembolen*, Verh. natf. Ges., Basel, vol. **55,** p. 1.

1946. —— *Collemboles nouveaux ou peu connus de la Suisse*, Mitt. Schweiz. Ent. Ges., vol. **20,** p. 217.

1919. Handschin, E. *Die Collembolenfauna der Nivalstufe*. Rev. suisse Zool., vol. **27**, p. 65.

1924. —— *Die Collembolenfauna des Schweizerischen Nationalparkes*. Denkschr. Schweiz. Natf. Ges., vol. **60**, nº 2, p. 60.

1926 *b*. —— *Materialen zur Revision der Collembolen, Sira platani*, Tätigk.-Ber. natf. Ges. Baselland, vol. **7**, p. 85.

1928. —— *Collembola*: in Schulze: Biologie der Tiere Deutschlands, Teil **25**.

1928 *d*. —— *Collembolen aus Java, nebst einem Beitrag zu einer Monographie der Gattung Cremastocephalus*, Treubia, vol. **10**, p. 245.

1929 *a*. —— *Collembolen* in Dahl F., Tierwelt Deutschlands, vol. **16**.

1911. Hoffmann, R. W. *Zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Collembolen*, Zool. Anz., vol. **37**, p. 353.

1927. Holdaway, M. S. *The bionomics of Sminthurus viridis, of the South Australian Lucerne Flea*, Pamphl. Counc. Sc. Ind. Res., nº **4**, p. 1.

1915. Jonesco, C. N. *Contribution à la faune des insectes collemboles de Roumanie*, Ann. Sc. Univ. Jassy, vol. **9**, p. 463.

1936. Kos Fran. *Orchesellenstudien*, Prirodoslovne Razprave, vol. **3**, p. 31.

1938 *c*. Ksenemann, M. *Apterygoten aus der Reservation „Pop Ivan" in Karpathenrussland*, Rec. trav. Inst. Rech. agron. Rép. Tchecho., vol. **152**, p. 449.

1918. Latzel, R. *Neue Collembolen der Ostalpen und dem Karstgebiet*, Ver. Zool.-Bot. Ges. Wien, vol. **67**, p. 232.

1921. —— *Apterygoten der Ostalpen und des anschliessenden Karstes*, Verh. Zool. Bot. Ges. Wien, vol. **71**, p. 49.

1901 *f*. Lécaillon, A. *Recherches sur l'ovaire des collemboles*, Arch. anat. micr., vol. **4**, no. 4, p. 471.

1882. Lemoine, V. *De l'acte génital probable observé chez le Sminthurus fuscus*, Assoc. franç. Avens. Sc., Sess. **11**, La Rochelle, p. 483.

1899. Lie-Pettersen, O. J. *Biologisches über norwegische Collembolen*, Bergens Mus. Aarborg, vol. **7**, p. 1.

1907. Linnaniemi, W. M. *Die Apterygotenfauna Finnlands I.*, Acta Soc. Sc. Fenn., vol. **34**, nº 7.

1758. Linné, C. *Systema naturae*, éd. X, vol. **1**, p. 608.

1873. Lubbock, John. *Monograph of the collembola and thysanura*. Ray Soc., London.

1841. Nicolet, H. *Recherches pour servir à l'histoire des Podurelles*, Extr. Nouv. Mém. Soc. Helv. Sci. Nat., vol. **8**, p. 88.

1912. Philiptschenko, J. *Zur Kenntnis der Apterygotenembryologie*, Zool. Anz., vol. **39**, p. 43.

1912 *a*. —— *Die Embryonalentwicklung von Isotoma cinerea*, Z. wiss. Zool., vol. **103**, p. 519.

1895. Reuter, O. M. *Finlands Collembola och Thysanura*, Acta Soc. f. f. Fenn., vol. **11,** nº 4, p. 1.

1930. Ripper, W. *Champignon-Springschwänze. Biologie und Bekämpfung von Hypogastrura manubrialis*, Z. angew. Entom., vol. **16,** p. 546.

1946. Salmon, J. T. *A portable apparatus for the extraction from leaf mould of Collembola and other minute organisms*, Dom. Mus. Rec. Ent. New Zealand, vol. **1,** nº 2, p. 13.

1900 *a*. Schäffer, C. *Württembergische Collembolen*, Jb. Ver. vaterl. Nath. Württemberg, vol. **56,** p. 245.

1893. Schött, H. *Zur Systematik und Verbreitung palaearctischer Collembolen*, K. Svenska Vet. Akad. Handl., vol. **25,** nº 11, p. 1.

1885. Sommer, A. *Ueber Macrotoma plumbea*, Z. wiss. Zool., vol. **41.**

1922 *b*. Stach, J. *Collembola*, Magyar Tudom. Akad. Balk.-kutat. tudom. ered., vol. **1,** p. 109.

1927. Strebel, O. *Biologische Studien an einheimischen Collembolen I.*, Z. wiss. Ins. Biol., vol. **22,** p. 256.

1928. —— *Biologische Studien an einheimischen Collembolen II.*, Z. wiss. Ins. Biol., vol. **23,** p. 135.

1929. —— *Biologische und physiologische Untersuchungen an Hypogastrura purpurascens und Sminthurinus niger*, Zool. Anz., vol. **84,** p. 87.

1932. —— *Beiträge zur Biologie, Oekologie und Physiologie einheimischer Collembolen*, Z. Morph. Oekol. Tiere, vol. **25,** p. 31.

1938 *b*. —— *Zur Biologie des Tomocerus vulgaris*, Konowia, vol. **17,** p. 272.

1834. Templeton, R. *Thysanura Hibernicae*, Trans. Ent. Soc., vol. **1,** p. 89.

1933. Trägardh, J. *Methods of automatic collecting for studying the fauna of soil*, Bull. ent. Res., vol. **24,** p. 203.

1934. —— *Studies on the Collection technique in investigations on soil fauna*, Medd. Skogsförsöksanst. Stockholm, vol. **27,** p. 21.

1872. Tullberg, T. *Sveriges Podurider*, Kongl. Svensk. Akad. Handl. Stockholm, vol. **10,** p. 70.

1918. Tullgren, A. *Ein sehr einfacher Ausleseapparat für terricole Tierformen*, Z. angew. Ent., vol. **4,** p. 149.

1891. Uzel, J. *Thysanura Bohemia*, Sitzber. k.-böhm. Ges. Wiss. mat. natw. Klasse, vol. **2,** p. 1.

1901 *b*. Willem, V. *L'influence de la lumière sur la pigmentation de Isotoma tenebricola*, Ann. Soc. Ent. belge, vol. **45,** p. 193.

1925 *b*. —— *Notes éthologiques sur divers collemboles*, Acad. R. Belg. Bull., Cl. des Sc., p. 617.

Tome 57, nº 9. — Avril 1950.

Three new Species of *Staphylinidae* (Coleopt.) from Cameroon and Portuguese Guinea

by

Malcolm CAMERON

London.

Stenus (Hypostenus) guineanus sp. n. [1]

Narrow and elongate, moderately shining black, coarsely and closely punctured throughout. Antennae reddish yellow, the last four or five segments infuscate. Legs reddish yellow, the knees slightly infuscate. Length 4.5-5 mm.

Head as broad as the elytra, the disc feebly and broadly impressed, in the middle with a shining keel, very closely, coarsely punctured. Antennae slender, extending to about the base of the thorax, the segments elongate, the penultimate a little longer than broad. Thorax narrow, longer than broad (2.75: 2), the sides gently rounded, a little more retracted in front than behind, the sculpture as on the head. Elytra as long as broad, broader than the thorax (3: 2), much more coarsely and rugosely punctured. Abdomen narrowed at the apex, the first four tergites strongly

[1] The 12 specimens of this species come from our travel in Portuguese Guinea (1937-38). Other Staphylinids found include: *Astenus bivittatus* Epp., Contubo-el. — *Scopaeus* (?) *luctuosus* Bernh., Boé. — *Scopaeus tristis* Bernh., Boé. — *Staphylinus notativentris* Fauv., Bissau. — *Thyreocephalus ater* Cast. — *Diatrechus Villiersi* Cam. (Bull. Inst. franç. Afrique noire, XI, 1949, p. 321.) Bissau. — *Acanthoglossa* n. sp., 1 ex., Contuboel. — *Osorius* sp. n., Boé. — Determinations by M. CAMERON. (Note by Dr. MONARD.)

constricted at their bases, the puncturation much like that of the thorax, the last two tergites as closely but more finely punctured. Pubescence short, feeble, white but little obvious. ♂: 4th. sternite with a pair of tubercles on the posterior margin, the space between feebly impressed, the posterior margin truncate: 5th. with very small arcuate emargination at the middle of posterior margin: 6th. with deep triangular emargination with rounded apex.

Coll. Monard, Contubo-el, janv., 1938, Portuguese Guinea.

Hesperus longicornis sp. n. [1]

Shining black, the abdomen strongly iridescent. Antennae black, the first segment brownish yellow. Legs reddish yellow, the tibiae blackish Length 6-7 mm. In build much like *laniger* Fauv. but smaller, the antennae longer, the abdomen strongly iridescent, the sculpture different. Head transverse (4: 2.5), almost as broad as the thorax, the eye about twice as long as the temple, this setiferous, the posterior angle prominent, exserted, along the middle broadly impunctate, elsewhere with small scattered punctures; ground sculpture absent. Antennae rather long, all the segments longer than broad decreasing in length, but the penultimate distinctly longer than broad. Thorax longer than broad (5: 4.5), the sides straight and nearly parallel, setiferous, the posterior angles broadly rounded; on each side of the middle with an irregular double row of small punctures of varying size and rather close, externally with small scattered punctures; ground sculpture absent. Elytra a little longer and broader than the thorax, about as long as broad, finely and closely punctured, the pubescence long and close. Abdomen a little narrowed towards the apex, the

[1] *Hesperus longicornis* and *Staphylinus guineensis* have been found during our travel to the Camerun (1947). Ngauyanga is a village situated 100 km. north of Ngaundéré; Sakdjé is further north.

The species of Staphylinids found during our travel are: *Paederus sabaeus* Er., Reï-Buba, 1 ex., Ngauyanga, 7 ex. — *Paederus* n. sp., 1 ex., Konn. — *Gauropterus pustulatus* Bernh., Ngauyanga, 7 ex. — *Hesperus longicornis* n. sp., Cameron, Ngauyanga, 5 ex. — *Philonthus morio*, Boh. Ngauyanga, 2 ex. — *Philonthus aethiops* Bernh., Ngauyanga, 2 ex. — *Philonthus minutus* Boh, Ngauyanga, 2 ex. — *Philonthus bisignatus* Boh., Ngauyanga, 1 ex. — *Staphylinus guineensis* n. sp., Cameron, Ngauyanga, 3 ex. — *Staphylinus* n. sp., Ngauyanga, 1 ex. — *Thyreocephalus ater* Cast., Ngauyanga, 40 ex. — *Thyreocephalus albomarginatus* Bernh., Ngauyanga, 7 ex. (Note by Dr. Monard.)

punctures moderate, more or less asperate, close on the anterior tergites, gradually more sparing behind, the pubescence long and sparing; ground sculpture very fine, transversely striate.

Coll. MONARD, Ngauyanga (Cameroon).

Staphylinus (Platydracus) guineensis sp. n.

♂: head and thorax shining, brassy, between the eyes with an obscure reddish fascia; elytra bronze black less shining, the humeral angle and lateral margin narrowly reddish yellow, elsewhere obscurely maculate with blackish pubescence; abdomen moderately shining, blackish metallic, the first-four visible tergites black bifariate. Antennae black, the under surface of the first segment reddish yellow. Legs and tarsi black. Length 30 mm.

Head as broad as thorax, distinctly widened behind the eyes, the posterior angles rounded; eyes oblique, their long diameter as long as the temple, the puncturation umbilicate rather coarse and close, pubescence yellow, longer and closer on the temples and with one or two longer black setae. Antennae with the 2nd and 3nd segments short, a little longer than broad, 4th to 10th transverse increasing in width, the penultimate about three times broader than long. Thorax a little longer than broad, the sides nearly straight and retracted to the broadly rounded posterior angles, along the middle with a narrow shining impunctate line throughout, the puncturation as on the head, the pubescence long, yellow, rather close. Scutellum black bifariate. Elytra as long as but broader than the thorax, the coarse coriaceous sculpture obscuring the puncturation, the pubescence long coarse and yellow with patches of short white hairs and longer black ones and thus maculate. Abdomen moderately shining, coriaceous, the punctures coarse and sparing, the black bifariate areas surrounded by short silvery hairs, elsewhere with long yellow and black hairs and setae: 6th sternite with a small arcuate emargination.

Coll. MONARD, Sakdje (Type), Ngauyanga (Cameroon).



Tome 57, nos 10 à 32. — Juillet 1950.

Communications faites a l'Assemblée générale de la Société zoologique suisse, tenue a Genève les 1er et 2 avril 1950
Mitgeteilt an der Generalversammlung der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft in Genf den 1 und 2 April 1950

No 10. **Odette Tuzet**, Montpellier. — Le spermatozoïde dans la série animale. Avec 8 figures dans le texte.

La structure du spermatozoïde n'a été précisée que récemment. Depuis longtemps, les anciens auteurs avaient vu que la tête de la spermie était faite de chromatine, mais la part prise par le centrosome et les divers constituants du cytoplasme dans la formation du spermatozoïde n'a été vue qu'il y a peu d'années. En 1896, Henneguy décrivait ainsi l'achèvement de la spermatogenèse: « Pendant le développement du spermatozoïde, le centrosome se place à la partie antérieure de la tête, s'y loge et devient le Spitzenknopf. La tête du spermatozoïde est formée par le noyau de la spermatide condensé. Le mitosoma, provenant de la transformation de la partie équatoriale du fuseau de division du spermatocyte II, se divise en un petit amas granuleux, le petit mitosoma et en un corps volumineux arrondi, de constitution filamenteuse, le grand mitosoma. Le petit mitosoma se montre sous forme de corps en croissant à la partie postérieure de la tête du spermatozoïde, à l'extrémité du filament axile. Le grand mitosoma entoure le filament axile de la queue, dont il constitue l'enveloppe. » A partir de 1900, les travaux sur la spermatogenèse se sont multipliés: Benda (1898), Meves (1900-1903), Duesberg (1907-1910) montrent que le segment intermédiaire du spermatozoïde est fait de mitochondries et contient deux centrosomes; Gatenby (1917-1918-1919-1922) et Bowen (1920-1922-1923-1924-1926) montrent l'origine Golgienne de l'acrosome.

Nous ne pouvons citer ici l'énorme bibliographie relative à la spermatogenèse des animaux. Nous parlerons seulement des spermatozoïdes que nous avons étudiés et des précisions que nous avons apportées sur la structure des spermies.

Nous avons tout d'abord confirmé les résultats de Bowen et de Gatenby relatifs à la formation de l'acrosome. Dans tous les spermatozoïdes que nous avons étudiés, l'acrosome est une formation Golgienne. Il est sécrété par les dictyosomes de la

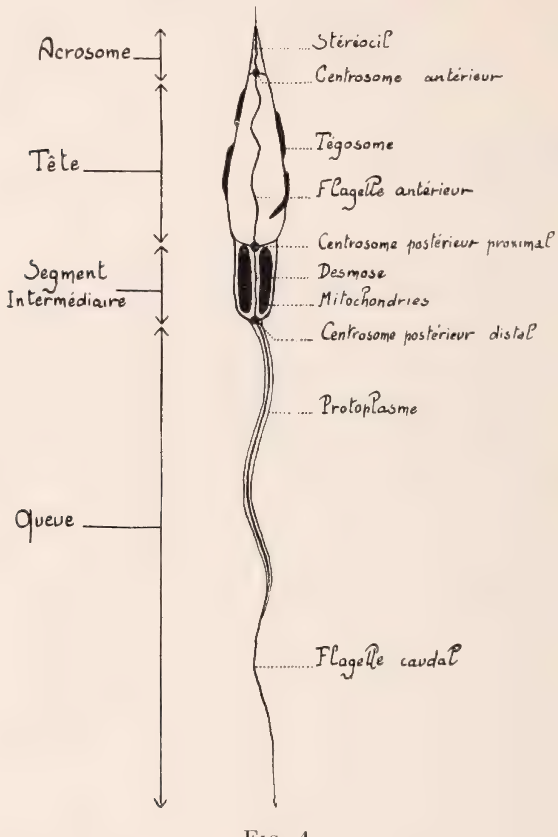


Fig. 1.
Schéma du spermatozoïde.

spermatide qui se sont réunis pour donner l'idiosome. Il est souvent complexe, montrant de la substance chromophobe et une sphérule appliquée sur la partie antérieure du noyau et colorable par le rouge neutre. Cette dernière est formée, dans certains cas, par l'union de grains proacrosomiens ou unique d'emblée, nous l'avons appelé acrosome de Lenhossek, car elle correspond à ce que Lenhossek (1897) avait décrit comme étant l'acrosome.

La partie de l'idiosome qui n'a pas été utilisée pour former l'acrosome est éliminée avec le cytoplasme résiduel: c'est le reliquat de Golgi. Dans certains cas, l'idiosome est employé dans sa totalité pour former l'acrosome et il n'y a aucune élimination Golgienne.

A l'intérieur de l'acrosome de Lenhossek, généralement accolé à la tête, est un centrosome: le centrosome antérieur que nous avons retrouvé dans un grand nombre de spermatozoïdes. Il donne naissance à un filament que nous avons d'abord observé chez les Mollusques Prosobranches et appelé avec Grassé (1933) stéréocil; nous l'avons retrouvé depuis dans de nombreux spermatozoïdes; ce filament dépasse rarement l'acrosome.

Autour de la tête spermatique, faite par le noyau condensé et étiré de la spermatide, nous avons montré avec Grassé (1929) la présence d'organites spéciaux que nous avons appelés tégosomes. Ils se montrent, soit comme des écailles ou des bâtonnets appliqués à la surface du noyau, soit comme un filament spiral ou des anneaux périnucléaires. Ces tégosomes sont de nature lipoïdique, mais indépendants du chondriome, des dictyosomes et du vacuome. Chez certaines espèces, dans le spermatozoïde mûr, les tégosomes perdent leur individualité; ils forment alors un revêtement continu et très mince à la tête du gamète. Dès 1929, Popa avait d'ailleurs décrit autour de la tête des spermies des Mammifères un revêtement lipoïdique, mais sans expliquer sa genèse.

Retzius (1905-1912), Stephan (1903), Hyman (1923), Champy (1912-1923) avaient décrit, traversant la tête des spermatozoïdes de quelques espèces animales, un bâtonnet ou baguette intranucléaire que Champy nomme spirostyle ou axostyle. Nous avons retrouvé ce filament, qui peut aussi être extérieur au noyau, dans de nombreuses spermies. Nous avons pu étudier sa formation. Nous l'avons nommé avec Grassé (1927), filament chromatique, préférant ce terme à celui de flagelle antérieur intra ou extranucléaire, malgré sa genèse à partir du centrosome. Il naît du centrosome postérieur proximal et, lorsqu'il est intranucléaire, refoule la membrane nucléaire qui s'invagine devant lui pour former un fin canalicule. Il traverse le noyau de part en part; à la fin de la spermiogenèse, plus long que le noyau, il décrit des spires; le canalicule n'est alors plus visible (fig. 1).

Nous allons passer maintenant en revue quelques types de spermatozoïdes depuis l'Eponge jusqu'au Mammifère, ce qui

nous montrera la similitude de cet organite dans toute la série animale.

L e s p e r m a t o z o ï d e d e s E p o n g e s (fig. 2 *a*) est très petit. Sa partie renflée (acrosome-tête-segment intermédiaire) mesure environ 2 μ. Il se forme dans des follicules épars dans le mésenchyme. La spermatide jeune montre un dictyosome unique, qui représente tout l'idiosome et quatre sphères mitochondriales. Le spermatozoïde conique possède un petit acrosome antérieur, des mitochondries discoïdes, un filament intranucléaire et un flagelle caudal trois fois plus long que la tête. Les centrosomes sont difficiles à observer à cause de la petite taille de l'élément.

C h e z l e s C o e l e n t é r é s , nous avons étudié les spermatozoïdes de *Tubularia mesembryanthemum*, *Sympodium coralloïdes* et *Aurelia aurita*. Chez Tubularia (fig. 2 *b*), le spermatozoïde, qui mesure 3,5 μ sans la queue, est presque semblable à celui de l'Eponge. La spermatide jeune montre un unique dictyosome, contenant dans sa substance chromophobe l'acrosome de Lenhossek ayant en son centre le centrosome antérieur et quatre sphères mitochondriales. L'acrosome, sphéruleux, contient le centrosome antérieur. La tête, tronconique, est traversée par le filament chromatique intranucléaire et à sa surface se voient des tégosomes en écailles. Le segment intermédiaire est discoïde, formé autour de la desmose qui unit les deux centrosomes postérieurs. Les spermatozoïdes de *Sympodium coralloides* diffèrent peu de ceux de la Tubulaire. Mais ils présentent cette particularité, rare dans le règne animal, que les cystes spermatogénétiques sont le plus souvent évacués dans l'eau de mer sans dissociation préalable. La Méduse *Aurelia aurita* possède une spermie avec filament chromatique extranucléaire; celui-ci part du centrosome postérieur proximal, longe le noyau pour atteindre l'extrémité antérieure coiffée d'un petit acrosome.

P a r m i l e s V e r s , nous avons observé les spermatozoïdes des Chaetognathes *Sagitta bipunctata* et *Spadella cephaloptera* qui sont filiformes. L'extrémité antérieure, pointue, porte l'acrosome effilé contenant le centrosome antérieur; le filament chromatique est extranucléaire, étroitement appliqué contre la tête. Le segment intermédiaire, court, est suivi du flagelle caudal rejeté sur le côté dans le prolongement du filament chromatique; le groupe centrosomien postérieur est en effet latéral (fig. 2 *c*).

Le spermatozoïde de *Lumbricus herculeus* (fig. 2 *d*), quoique

moins allongé que celui de *Sagitta bipunctata*, est construit sur le même type. L'acrosome est effilé, la tête allongée et le segment

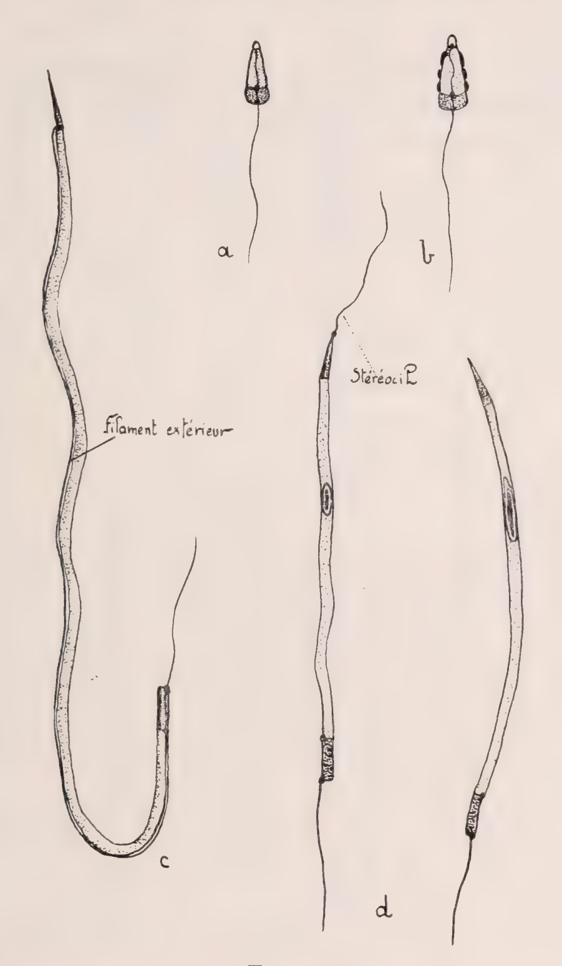


Fig. 2.

Spermatozoïdes des Eponges, Coelentérés et Vers.

a) *Grantia compressa pennigera* Haeckel.
b) *Tubularia mesembryanthemum* Allm.
c) *Sagitta bipunctata* Quoi et Gaim.
d) *Lumbricus herculeus* Sav.

intermédiaire très court, car il y a durant la spermatogenèse, élimination de la moitié du stock mitochondrial, est prolongé par un flagelle caudal latéral. Nous n'avons pas vu ici de filament

chromatique; par contre, du centrosome antérieur situé à l'extrémité de l'acrosome, part un long stéréocil qui rattache le spermatozoïde au cytoplasme du cytophore, sorte de support protoplasmique des éléments spermatiques, qui s'est formé durant la spermatogenèse. Ce stéréocil disparaît dans les voies déférentes. Les spermatozoïdes de Lombric présentent une curieuse particularité: en effet, 50% environ des spermatozoïdes montrent dans le noyau un nucléole persistant plus ou moins allongé. Il sera rejeté au moment de la maturité complète de la spermie laissant à sa place une loge vide qui demeure comme une tache claire dans la tête.

Le spermatozoïde des Prosobranches est presque schématique. Certains, comme ceux de *Theodoxia fluviatilis*, ont une tête allongée avec tégosomes et filament chromatique intranucléaire. Le centrosome antérieur, logé dans l'acrosome de Lenhossek, est à la base de l'acrosome qui est traversé par le stéréocil. Le segment intermédiaire allongé est prolongé par le flagelle caudal (fig. 3 *a*). D'autres, comme ceux de *Cerithium vulgatum* montrent une tête courte et un segment intermédiaire allongé. L'acrosome en doigt de gant, est aussi long que la tête (fig. 3 *b*). Le Cérithe est un matériel remarquable pour démontrer la sécrétion de l'acrosome par l'idiosome. On voit, en effet, dans le protoplasme de la spermatide, l'idiosome, d'abord sphérique, présenter un prolongement qui atteint bientôt la longueur qu'aura l'acrosome; à son extrémité, émigre le centrosome antérieur qui donne naissance au stéréocil. Ce prolongement n'aura ensuite qu'à être déposé par l'idiosome à l'extrémité antérieure du noyau (fig. 3 *c-d*). Chez les Pulmonés, nous avons étudié la spermatogenèse d'*Oncidiella celtica* et de *Milax gagates*. Ces deux espèces ont un spermatozoïde à tête courte avec filament chromatique intranucléaire et revêtement lipoïdique provenant de la fusion des tégosomes. L'acrosome montre le centrosome antérieur et un stéréocil. L'acrosome de *Milax gagates* est tordu en spirale. A la base de la tête, s'observe un cou d'origine centrosomienne prolongé par un long segment intermédiaire et par le flagelle caudal (fig. 3 *e-f*). Le segment intermédiaire de *Milax gagates* est accompagné d'une membrane ondulante. Les Hétéropodes avec *Carinaria Lamarcki* nous ont montré un spermatozoïde filiforme avec filament chromatique intranucléaire et les Opistobranches avec *Aplysia depilans*, un spermatozoïde filiforme aussi, mais à segment intermédiaire

très court, car il y a, pendant la spermiogenèse, élimination de la plus grande partie des mitochondries dans des larmes successives

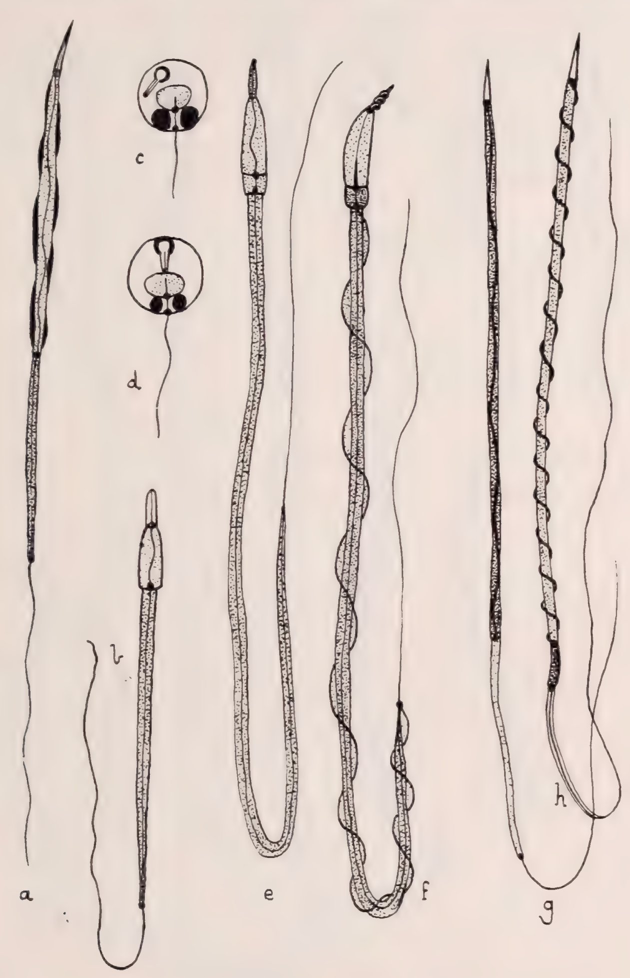


FIG. 3.

Spermatides et spermatozoïdes des Mollusques.

a) *Theodoxia fluviatilis* SANDBERGER.
b, *c*, *d*) *Cerithium vulgatum* BRUG.
e) *Oncidiella celtica* CUV.
f) *Milax gagates* DRAP.
g) *Carinaria Lamarcki* PER. LESR.
h) *Aplysia depilans* L.

de protoplasme résiduel. Le filament chromatique d'*Aplysia* est à l'extérieur de la tête et enroulé en spirale autour d'elle (fig. 3 *g-h*).

Le grand embranchement des Arthropodes montre, à côté de spermatozoïdes conformes au type, des spermato-

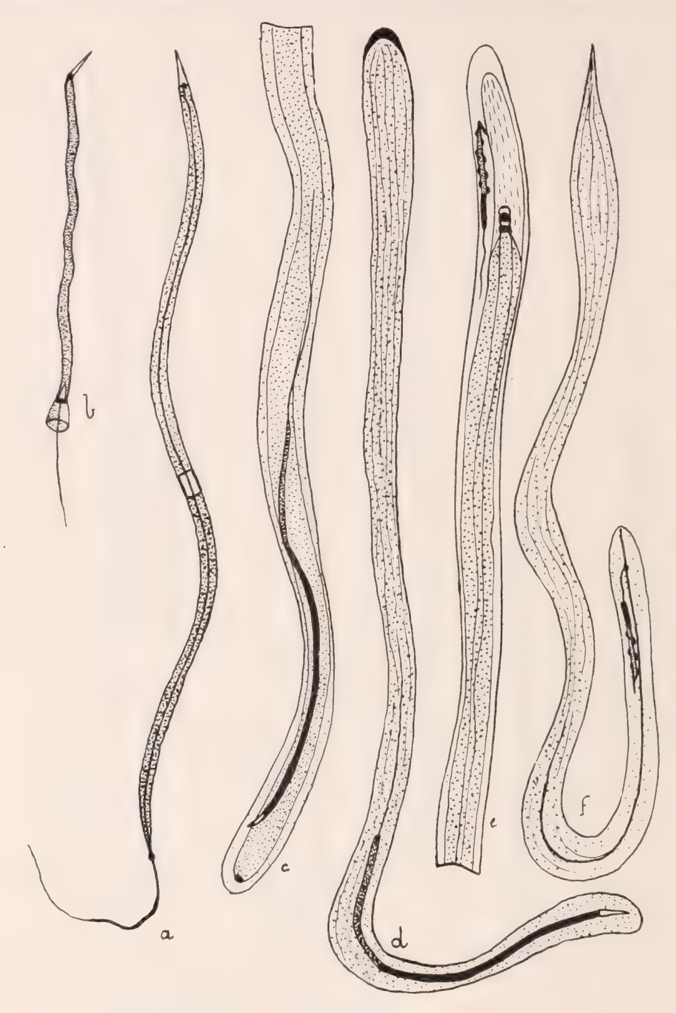


Fig. 4.
Spermatozoïdes d'Arthropodes.
a) *Buthus occitanus* Amor.
b) *Thelyphonus sepiaris* Butler.
c), d) *Hyalomma aegyptium* L.
e), f) *Argas persicus* Fischer.

zoïdes aberrants, généralement immobiles, mais qu'une étude détaillée ramène peu à peu au schéma général. Chez les Arachnides,

le *Buthus occitanus* (fig. 4 *a*) a un spermatozoïde filiforme avec centrosome antérieur à la base de l'acrosome, flagelle chromatique intranucléaire et revêtement lipoïdique entourant la tête chromatique. Le segment intermédiaire est fait de mitochondries portées par un substra de fusome, centrofusome provenant de la dernière division goniale. Le Pédipalpe *Thelyphonus sepiaris* (fig. 4 *b*) a un spermatozoïde légèrement aberrant; l'acrosome a un aspect tronqué: en effet, à la fin de la spermiogenèse, il y a élimination de la majeure partie de l'acrosome en crochet de la spermatide. Le noyau est souvent tordu en spirale; à sa base s'observe une vacuole, peut-être ébauche du canalicule correspondant à un début de formation de filament chromatique intranucléaire. Une sorte de collerette de 1 μ de long, transparente, entoure la desmose unissant les deux centrosomes postérieurs. Nous n'avons pu, dans ce spermatozoïde observer les mitochondries.

Les Acariens Ixodidés ont des spermatozoïdes normaux, mais ceux-ci sont contenus dans de grandes enveloppes complexes que nous avons nommées avec MILLOT (1937) spermiophore et dont ils n'occupent qu'une petite partie. *Hyalomma aegyptium* (fig. 4 *c-d*) montre un spermiophore d'environ 100 μ de long, fait de deux parties invaginées et qui dérive du protoplasme de la spermatide; il contient un spermatozoïde filiforme d'environ 80 μ. Dans les voies génitales de la femelle, le spermiophore se dévagine et mesure alors plus de 180 μ de long. *Argus persicus* (fig. 4 *e-f*) montre une disproportion bien plus accentuée encore entre le spermiophore et le spermatozoïde; le spermiophore a 350 μ de long et le spermatozoïde seulement 20 μ. Dévaginé, le spermiophore mesure 520 μ de long et contient à sa partie postérieure, attaché par l'extrémité de sa queue à une sorte de fibrille protoplasmique, le petit spermatozoïde de 20 μ, parfaitement constitué. Il montre un acrosome en hameçon, une tête chromatique avec tégosomes superficiels en écailles, un segment intermédiaire discoïde formé autour de la desmose qui unit les deux centrosomes postérieurs.

Les Myriapodes ont des spermies immobiles. Les spermatides âgées de *Schizophillum albolineatum* (fig. 5 *a*) ont cependant un long stéréocil pouvant atteindre 6 μ qui, partant du centrosome antérieur, dépasse largement l'acrosome qui a moins de 1 μ d'épaisseur. Le spermatozoïde parvenu à maturité possède une tête faite d'une coupe de chromatine dont le bord annulaire est seul vive-

ment colorable par le Feulgen et l'hématoxyline ferrique. Elle est surmontée par l'acrosome contenant le centrosome antérieur. L'acrosome est fait, ici, de la totalité de l'idiosome; il n'y a pas rejet d'un reliquat de Golgi. A la base de la tête se voit le centrosome postérieur unique et les mitochondries qui se sont réunies en anneau; le tout est entouré de protoplasme. Les spermatozoïdes

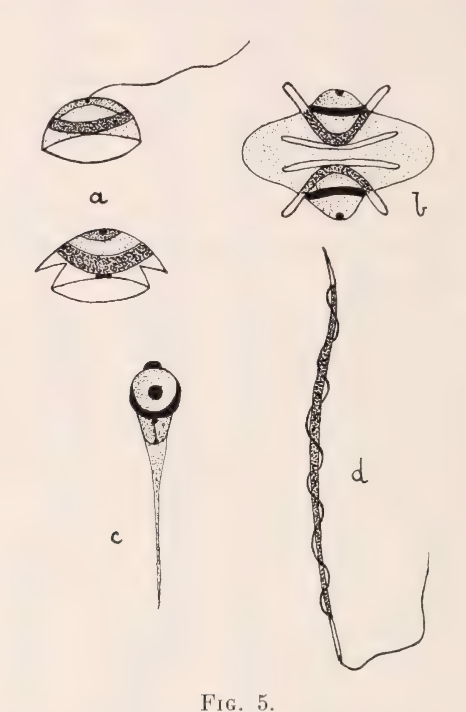


Fig. 5.

Spermatozoïdes d'Arthropodes.

a) *Schizophyllum albolineatum* Lucas var. *rutilans* Koch.
b) *Iulus (Leptoiulus) hospitelli* Brôlemann.
c) *Portunion moenadis* Giard.
d) *Balanus perforatus* Brug.

de *Iulus hospitelli* sont toujours couplés (fig. 5 *b*). Leur acrosome représente ici aussi la totalité de l'idiosome; il est fait d'un anneau de substance chromophile entourant la substance chromophobe conique. La tête chromatique est semblable à celle du *Schizophillum*, à sa base s'observant le centrosome postérieur aplati et les mitochondries en anneau. De part et d'autre de la tête partent deux prolongements cytoplasmiques.

Parmi les Crustacés, le Cirripède *Balanus perforatus* a un spermatozoïde filiforme (fig. 5 *d*). L'acrosome effilé est sécrété par l'idiosome. Le reliquat de Golgi est éliminé avec le cytoplasme résiduel par la partie antérieure du spermatozoïde. Le filament chromatique est externe, appliqué contre la tête, le segment intermédiaire est court et le flagelle caudal, court aussi, est rejeté

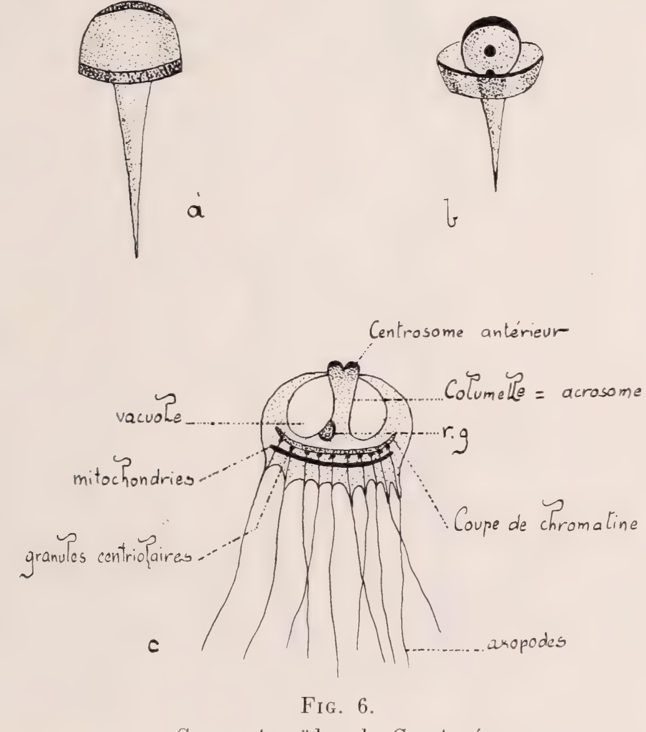


FIG. 6.

Spermatozoïdes de Crustacés.

a) *Leander treillanus* RISSO.
b) *Caridina Desmaresti* MILL.
c) *Potamobius astacus* L.

sur le côté dans le prolongement du filament chromatique. L'Isopode Epicaride *Portunion moenadis* (fig. 5 *c*) a des spermatozoïdes bien différents de ceux des Balanes. Ils sont très petits, mesurent environ 2 μ et sont immobiles. L'acrosome est fait de tout l'idiosome, la tête chromatique montre une coupe de chromatine condensée, le reste du noyau étant clair avec au centre un nucléole, les mitochondries, groupées autour de la desmose qui unit les

deux centrosomes postérieurs forment un segment intermédiaire conique. Un filament protoplasmique transitoire peut le prolonger.

Chez les Décapodes nous avons décrit les spermatozoïdes de la Crevette d'eau douce *Caridina Desmaresti*, d'une Crevette marine *Leander treillanus* et de l'Ecrevisse *Potamobius astacus*. Le spermatozoïde le plus simple est celui de *Leander treillanus* (fig. 6 *a*); il a la forme d'un clou, la tête du clou étant faite par l'acrosome, la tête chromatique et les mitochondries; la pointe par un prolongement protoplasmique. L'idiosome se transforme dans sa totalité en acrosome, le reliquat protoplasmique n'emporte aucun reste Golgien ou mitochondrial. Les mitochondries forment un disque à la base de la tête; entre la tête et le segment intermédiaire, se voit le centrosome postérieur unique. Le spermatozoïde de *Caridina Desmaresti* (fig. 6 *b*) est semblable dans ses grandes lignes à celui de *Leander*, mais une sorte de coupe cytoplasmique, dont les mitochondries en forme d'anneau limitent le rebord supérieur, vient se surajouter. *Potamobius astacus* (fig. 6 *c*) possède par contre un spermatozoïde bien plus complexe. Il montre une partie antérieure acrosomienne représentée par la columelle entourée d'une vacuole circulaire, le sommet de la columelle ou acrosome porte une plaque fortement sidérophile correspondant peut être au centrosome antérieur. A la base de la columelle est le reliquat de Golgi qui, ici, n'est pas rejeté, puis vient la tête faite d'une coupe de chromatine; appliquées contre elle et épousant sa forme, sont les mitochondries représentant le segment intermédiaire. Entre la chromatine et les mitochondries se disposent les granules centriolaires provenant du morcellement du centrosome postérieur; chacun d'eux donne naissance à un axopode, sorte de flagelle immobile entouré en partie d'une gaîne protoplasmique.

Les Echinodermes ont des spermatozoïdes de petite taille et conformes au type général. *Paracentrotus lividus* (fig. 7 *a*) a des spermies tronconiques avec un beau centrosome antérieur situé à l'extrémité de l'acrosome et un stéréocil qui s'enfonce dans l'acrosome. La tête est tapissée d'écailles tégosomiennes. Le segment intermédiaire discoïde est prolongé par le flagelle caudal. L'Ascidie *Styela partita* (fig. 7 *b*) a, elle aussi, un spermatozoïde typique. L'acrosome montre à sa base le centrosome antérieur contenu dans l'acrosome de Lenhossek; la tête est, comme celle de *Paracentrotus lividus*, recouverte d'écailles tégosomiennes et

traversée par le filament chromatique intranucléaire; le segment intermédiaire est court et le flagelle caudal un peu plus long que la tête.

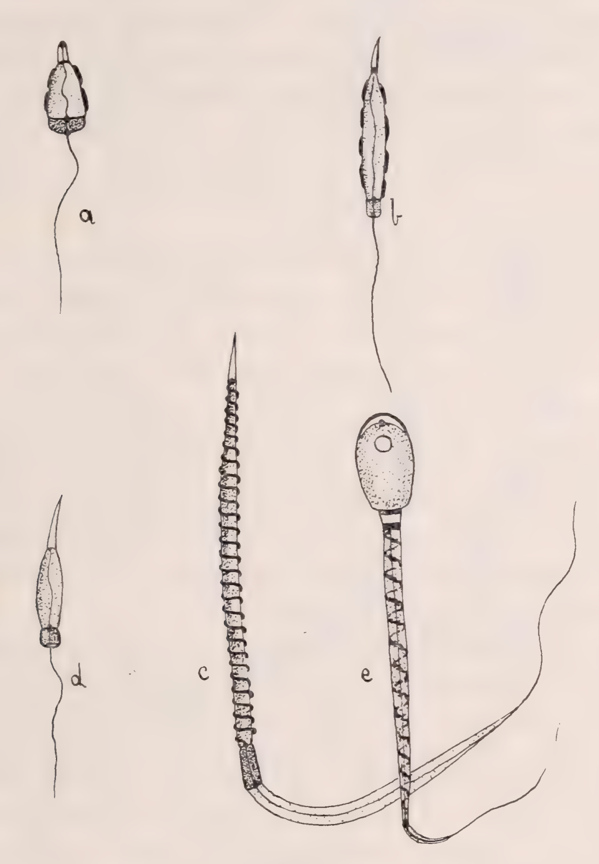


FIG. 7.
Spermatozoïdes d'Echinodermes, Procordés, Poissons et Mammifères.

a) *Paracentrotus lividus* L.
b) *Styela partita* STIMPSON.
c) *Scyllium canicula* CUV.
d) *Anguilla vulgaris* CUV.
e) *Canis familiaris* L.

Nous arrivons maintenant aux spermatozoïdes des Vertébrés que nous avons d'ailleurs peu étudiés, n'ayant observé que ceux des Poissons et des Mammifères. Le Sélacien *Scyllum canicula* (fig. 7 *c*) a des spermatozoïdes allongés à acro-

some acéré ayant à sa base le centrosome antérieur. Le filament chromatique est extranucléaire, faisant autour de la tête chromatique des spires très serrées. A la base de la tête est un corps postnucléaire osmophile, discoïde. Le segment intermédiaire est court et prolongé par un flagelle dont la partie antérieure est entourée d'une gaine protoplasmique. L'Anguille argentée, *Anguilla vulgaris* (fig. 7 *d*) a un spermatozoïde d'aspect différent. Il est court, l'acrosome est très effilé et quelquefois un peu recourbé; la tête est traversée de part en part par le filament chromatique; le segment intermédiaire est discoïde.

L'aspect général du spermatozoïde des Mammifères est différent de celui des spermies que nous avons vu jusqu'à présent. Chez *Canis familiaris* (fig. 7 *e*) l'acrosome en forme de coiffe se montre fait de deux substances. Le centrosome antérieur existe peut-être. On observe en effet, un granule à la partie antérieure de la tête et dans l'idiosome de la spermatide. A la base de la tête est le cou. Les mitochondries restées granuleuses sont disposées en spirale autour de la desmose qui unit les deux centrosomes postérieurs; du protoplasme enveloppe le tout, puis vient le flagelle caudal.

Dans les testicules de certains animaux, à côté des spermatozoïdes normaux, il en existe d'anormaux.

Nous ne parlerons ici que des deux principales anomalies: la polymégalie et l'atypisme. C'est Bowen qui, en 1922, signalant une différence de taille entre les spermatozoïdes dans la famille des Pentatomidae a donné à ce phénomène le nom de polymégalie. La polymégalie est très répandue; généralement on rencontre parmi les spermatozoïdes normaux quelques spermatozoïdes plus grands, le double ou le triple de la taille normale. Dans une même espèce, selon les individus, les spermatozoïdes géants peuvent être plus ou moins nombreux; c'est ce qu'on observe par exemple chez la Limnée. Le Prosobranche *Bythinia tentaculata*, lui, montre des spermatozoïdes de trois ou quatre tailles différentes. Ces spermatozoïdes polymégales sont de structure semblable.

Chez les Mollusques Prosobranches et les Papillons on a observé depuis longtemps des spermatozoïdes dits atypiques. Ils sont de deux sortes: oligo et apyrènes. Dans les spermatozoïdes oligopyrènes la chromatine disparaît par dissolution dans le protoplasme, sauf une petite parcelle qui vient se placer entre l'extrémité antérieure du faisceau des racines flagellaires et l'acrosome. Des mitochondries

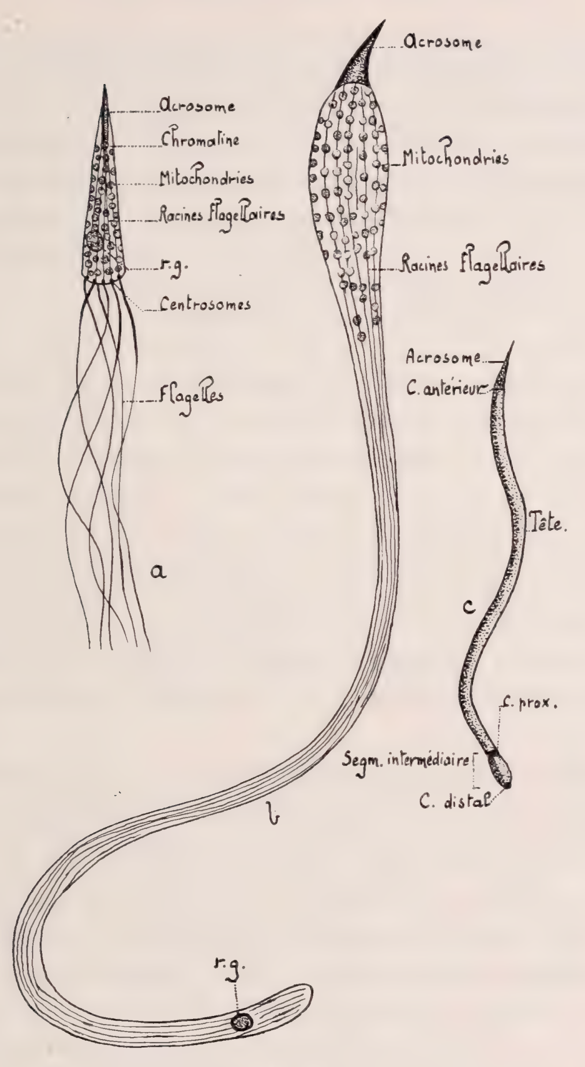


FIG. 8.

Spermatozoïdes anormaux.

a) Spermatozoïde oligopyrène de *Cerithium vulgatum* BRUG.
b) Spermatozoïde apyrène de *Murex trunculus* L.
c) Spermatozoïde géant d'*Allolobophora caliginosa* SAV.

granuleuses sont éparses dans le protoplasme et des flagelles partent de l'extrémité postérieure de l'organite. Chaque flagelle montre à sa base un centrosome provenant du morcellement du centrosome primitif. Chaque centrosome donne à la fois un flagelle

et une racine flagellaire. Après la formation de l'acrosome le résidu de Golgi n'est pas éliminé. Nous le retrouvons dans le protoplasme du spermatozoïde. Ce type de spermie atypique se trouve par exemple chez *Cerithium vulgatum* (fig. 8 *a*). Un spermatozoïde apyrène comme celui de *Murex trunculus* (fig. 8 *b*) ne possède plus ni chromatine ni flagelles; ses mouvements sont dûs aux contractions des fibres dissociées du faisceau des racines flagellaires qui se sont écartées et forment une sorte de nasse. GUTHERZ (1926) pense que cette spermatogenèse atypique représente un phénomène de dégénérescence et pour expliquer comment des phénomènes dégénératifs peuvent entraîner un accroissement des formations cellulaires, GUTHERZ fait intervenir la théorie du pathologiste CARL WEIGERT qui admet que, souvent, la dégénérescence s'extériorise par des formations en excès. Enfin il existe chez les Lombriciens, une spermatogenèse atypique qui se traduit par une polyvalence des gonies et des cytes et par le gigantisme des spermatozoïdes. Ces derniers ont un acrosome plus court et un segment intermédiaire relativement moins développé que ceux des spermatozoïdes normaux; ils sont dépourvus de flagelle caudal (fig. 8 *c*). Cette lignée géante débute par un trouble survenant dans les mitoses spermatogiales.

Cette revue rapide du spermatozoïde des Métazoaires nous montre bien, qu'à part quelques détails, la structure de la spermie diffère très peu depuis l'Eponge jusqu'aux Mammifères. Comme LAMEERE (1901-1908), LÉGER et DUBOSCQ (1908), CHATTON (1911), DUBOSCQ et GRASSÉ (1932) nous pensons que la morphologie du gamète mâle a une importance phylétique; elle montre l'origine monophylitique des Métazoaires. Pour certains auteurs, Eponges et Métazoaires peuvent avoir un ancêtre commun, mais celui-ci, qui serait une colonie blastuliforme de Flagellés, s'est différenciée tout d'un coup en un groupe indépendant des Coelentérés: les Spongiaires. Pour les autres, les Eponges font partie de la même série que les Coelentérés et tout le groupe des Métazoaires est monophylétique. L'étude de la spermatogenèse vient confirmer cette façon de voir. Les spermatozoïdes des Eponges et des Coelentérés sont identiques et nous trouvons chez tous les deux dans la spermatide un unique dictyosome et quatre sphères mitochondriales. Nous admettons que les Eponges qui ont gardé tant de caractères de Protozoaires par exemple œuf amoeboïde et phagocytant

comme un Amibe, différenciant un cytostome pour la capture du spermiokyste, cellules endodermiques ou choanocytes conservant toujours une individualité, méritent de constituer un embranchement bien limité, mais celui-ci se place à la base des Métazoaires.

Chatton (1911), puis Duboscq et Grassé (1932) attribuent à la persistance d'une structure ancestrale la constance de la morphologie du spermatozoïde chez les Métazoaires. Nous avons examiné à nouveau, en faisant l'étude de la *Proterospongia* la possibilité de faire descendre les Eponges Calcaires et par elles tous les Métazoaires, des Choanoflagellés. Nous avons montré que la *Proterospongia* de Saville Kent n'était pas autre chose qu'un corps de restitution d'Eponge d'eau douce, ce corps n'a rien à voir avec la phylogénie de l'Eponge, aucun stade larvaire ne reproduit un état pareil. Malgré cela, nous admettons toujours que les Eponges Calcaires dérivent des Choanoflagellés qui possèdent d'ailleurs de nombreuses formes coloniales. La comparaison du spermatozoïde avec les Flagellés a été faite dès 1881 par Grassi. Après lui de nombreux auteurs ont repris cette idée: Koltzoff (1906), Wilson (1925), Bromann (1926) par exemple, notent la ressemblance des spermatozoïdes de Turbellariées et du *Bombinator* avec les Trypanosomes.

Pour Chatton le spermatozoïde, sous sa forme la plus simple, serait une Protomonadine ayant conservé de son passage par la condition choanoflagellée, l'habitude de se mouvoir, le flagelle en arrière. Pour nous, le spermatozoïde a dépassé le stade de Choanoflagellé libre dont il a pu dériver; l'évolution du parabasal qui a donné l'acrosome, du chondriome qui se condense en segment intermédiaire, la migration d'un des centrosomes au pôle antérieur en fait un élément flagellé spécial. Chez les Flagellés, lorsque le centrosome se multiplie, les nouveaux centrosomes formés ne deviennent pas indépendants. Aussi un parallélisme rigoureux n'est pas possible entre un Flagellé et le spermatozoïde, mais la comparaison est plus facile lorsqu'on prend, non plus le spermatozoïde complètement formé, mais la spermatide. Celle-ci est encore un Flagellé; son noyau a de la chromatine granuleuse; son chondriome est épars en granules et l'idiosome s'homologue à un parabasal; il en a la structure et toutes les réactions. Nous avons d'ailleurs montré (1931) que chez les Eponges, l'idiosome de la spermatide dérive directement du parabasal du choanocyte. De

chacun des centrosomes du groupe centrosomien postérieur part un dérivé flagellaire: le flagelle caudal, flagelle postérieur par rapport à la marche du spermatozoïde qui est une pulselle et filament chromatique, flagelle intra ou extranucléaire dans lequel on pourrait reconnaître le flagelle antérieur devenu intraplasmatique des Bodonidés ancestraux.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Benda, C. Verh. d. Phys. Gesellsch., Berlin. 11 Aug. 1898. — Bowen, R. H. Biol. Bull., Vol. 39, 1920; Anat. Record,Vol. 25, 1922; Proc. of the Ann. Ac. of Art and Sc., Vol. 57, 1922; Proc. of the Nat. Ac. of Sc. S A, Vol. 9, 1923; Anat. Record, Vol. 28, 1924; Anat. Record, Vol. 33, 1926. — Bromann, I. Zeitschr f. mikros. Anat. Forsch, Vol. 5, 1926. — Champy, Ch. Arch. Zool. Exp., Vol. 52, 1912; Arch. Zool. Exp., Vol. 62, 1923. — Chatton, E. Bull. Sc. France et Belgique, Vol. 44, 1911. — Chatton, E. et Tuzet, O. C. R. Ac. Sc., Vol. 213, 1941; C. R. Ac. Sc., Vol. 214, 1942; Bull. Biol. Vol. 77, 1943; C. R. Ac. Sc., Vol. 216, 1943. — Duboscq, O. et Grassé, P. P. Arch. Zool. Exp., Vol. 73, 1933. — Duesberg, J. Arch. f. mikros. Anat., Vol. 71, 1907; Arch. f. Zellf., Vol. 6, 1910. — Gatenby, J. B. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 62, 1917; Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. 63, 1918; Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. 64, 1920; Quart. Journ .Micr. Sc., Vol. 66, 1922; Grassé, P. P. C. R. Soc. Biol., Vol. 101, 1929. — Grassé, P. P. et Tuzet, O. C. R. Ac. Sc., Vol. 185, 1927; C. R. Soc. Biol., Vol. 99, 1928; C. R. Ac. Sc., Vol. 188, 1929; C. R. Ac. Sc., Vol. 189, 1929; C. R. Soc. Biol., Vol. 111, 1932; Arch. Zool. Exp., Vol. 73, 1932; C. R. Soc. Biol., Vol. 113, 1933. — Grassi, B. Atti d. Soc. Ital. d. Sc. Nat. Milan, Vol. 24, 1881. — Gutherz, S. Biol. Zentralbl., Vol. 46, 1926. — Henneguy, G. *Leçons sur la cellule*, Paris, 1896. — Hyman, O. W. Journ. of Morph. Vol. 37, 1923. — Koltzoff, N. Biol. Centrb., Vol. 26, 1906. — Lameere, A. Ann. Soc. R. Zool. Malac. Belgique, Vol. 36, 1901; Ann. Soc. R. Zool. Malac. Belgique, Vol. 43, 1908. — Léger, L. et Duboscq, O. Arch. f. Protistenk., Vol. 12, 1908. — Lenhossek, M. von. Arch. f. Mikros. Anat., Vol. 51, 1897. — Meves, Fr. Arch. f. Mikros. Anat., Vol. 56, 1900; Arch. f. Mikros. Anat., Vol. 59, 1903. — Millot, J. et Tuzet, O. Bull. Biol., Vol. 68, 1934. — Popa, G. T. C. R. Soc. Biol., Vol. 100, 1929. — Retzius, G. Biol. Unters. N. F., Vol. 12, 1905; Biol. Unters. N. F., Vol. 17, 1912. — Stephan, P. C. R. Soc. Biol., Vol. 55, 1903. — Tuzet, O. Arch. Zool. Exp., Vol. 67, 1927; C. R. Soc. Biol., Vol. 98, 1928; C. R. Soc. Biol., Vol. 99, 1928; C. R. Soc. Biol., Vol. 101, 1929; C. R. Soc. Biol., Vol. 102, 1929; Arch. Zool. Exp., Vol. 70, 1930; C. R. Soc. Biol., Vol. 103, 1930; Arch. Zool. Exp., Vol. 71, 1931; C. R. Ac. Sc., Vol. 192, 1931; C. R. Soc. Biol., Vol. 109, 1932; Arch. Zool. Exp.,

Vol. 78, 1936; Arch. Zool. Exp., Vol. 80, 1938; Arch. Zool. Exp., Vol. 81, 1940; Arch. Zool. Exp., Vol. 82, 1941; Arch. Zool. Exp., Vol. 84, 1946. — Tuzet, O. et Harant, H. C. R. Soc. Biol., Vol. 105, 1930. — Tuzet, O. et Fontaine, M. Arch. Zool. Exp., Vol. 78, 1937. — Tuzet, O. et Millot, J. Bull. Biol., Vol. 71, 1937. — Tuzet, O. et Bessière, Cl. Arch. Zool. Exp., Vol. 82, 1941; Arch. Zool. Exp., Vol. 83, 1943; Bull. Inst. Océanographique Monaco, nos 929, 1948; Ann. des Sc. Nat. Zool., IIe série, Vol. 10, 1948. — Tuzet, O. et Veillet, A. Arch. Zool. Exp., Vol. 84, 1944. — Wilson, Ed. *The cell in development and heredity*, New-York, 1925.

No 11. **F. Baltzer,** Bern. — Entwicklungsphysiologische Betrachtungen über Probleme der Homologie und Evolution. (Mit 1 Textabbildung und 5 Tabellen).

Gewidmet dem Andenken Adolf Naefs, 1927-1949 Professor der Zoologie und vergleichenden Anatomie in Cairo, † am 11. Mai 1949.

Wir haben in den letzten zehn Jahren im Berner Institut xenoplastische Transplantationen an Urodelen and Anuren durchgeführt. Die Resultate berühren allgemeinere Fragen der Evolution. Diese beziehen sich, da eben die Transplantationen zwischen Angehörigen verschiedener Amphibienordnungen geschehen, auf das Problem der sog. Makroevolution, die irgendwelcher Analyse durch Bastardierung nicht zugänglich ist.

I.

Ich möchte einige allgemeine Erörterungen vorausschicken und zuerst die Vorstellungen über Evolution an zwei Diagrammen erklären.

Das Diagramm Abbildung 1 *a* entspricht der Anschauung Haeckels. Aus der Eizelle geht ein bestimmter e r w a c h s e n e r Typus I hervor, von ihm führt die Evolution weiter, indem er sich z. B. durch Anpassungen an einen neuen Lebensraum zu einem Typus II verändert. Dann produziert dieser Keimzellen

vom Typus II. Wenn die Evolution einen weiteren Schritt von II zu III ausführt, werden wiederum zuerst die erwachsenen Individuen und sekundär die Keimzellen abgeändert.

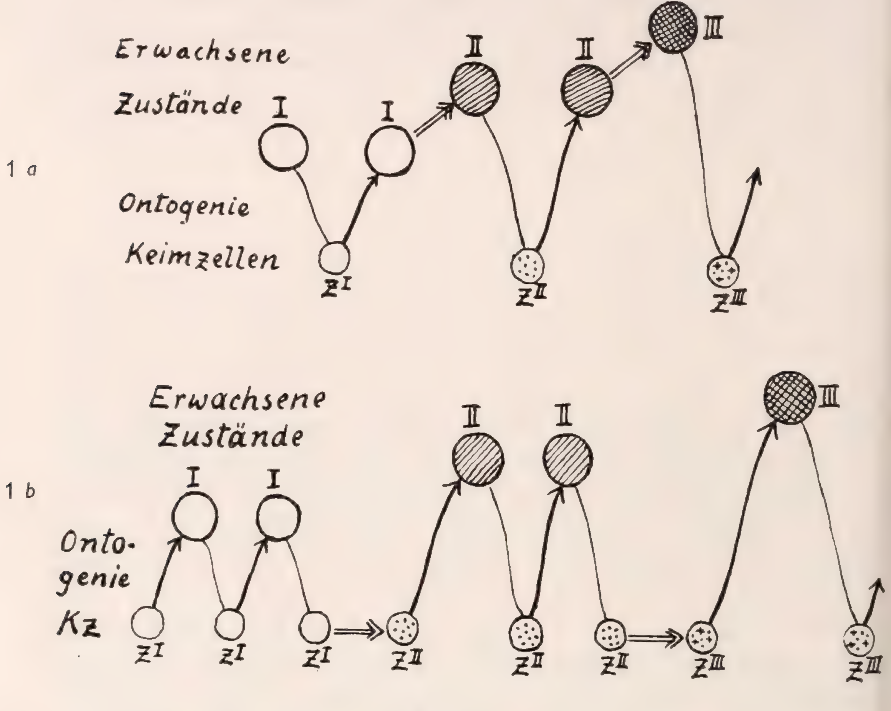


Abb. 1.

Beziehungen zwischen erwachsenen Zuständen und Keimzellen (Zygoten) bei stammesgeschichtlichen Veränderungen von Typus I zu II, dann von II zu III. Die primären stammesgeschichtlichen Veränderungen sind jeweilen durch doppelt ausgezogene Pfeile, die Ontogenesen durch aufsteigende starke Linien bezeichnet. Die absteigenden schwachen Linien bezeichnen die Produktion der zugeordneten Keimzellen. Die unveränderte Generationenfolge ist jeweilen auf zwei Generationen verkürzt.

a) Haeckelsche Vorstellung: die stammesgeschichtlichen Veränderungen verlaufen primär an den erwachsenen Zuständen und gehen von diesen auf die Keimzellen über.

b) Die stammesgeschichtlichen Veränderungen verlaufen primär an den Keimzellen. Sie wirken sich sekundär durch Abänderung der Ontogenien und der erwachsenen Zustände aus.

Z^{I}—Z^{III} Keimzellen (Zygoten) der stammesgeschichtlichen Phasen I—III.

Es ist klar, dass hier eine Reihe von Annahmen gemacht werden: Es wird Vererbung individuell erworbener Eigenschaften und Rückprojektion dieser Eigenschaften auf die Keimzellen angenommen.

Die stammesgeschichtlichen Veränderungen verlaufen primär über die erwachsenen Formen.

Im einfachsten und häufigsten Fall fügt sich in dieser Ahnenreihe das neue Stück der Evolution an die stammesgeschichtlich älteren Abschnitte an. Entsprechendes geschieht in der Ontogenese. Damit ist die Grundlage für das sog. biogenetische Grundgesetz gegeben.

Ich will im einzelnen nicht auf die Berechtigung dieser Annahmen eingehen. Sie sind seit langem und vielfach kritisch erörtert worden (in neuerer Zeit GARSTANG 1922, KRYZANOWSKI 1939, DE BEER 1938, 1940, HUXLEY 1945 u. A.). Eine allgemeine Uebersicht, vorzüglich in ihrer Gedrängtheit und Präzision, hat GUYÉNOT 1944) gegeben.

In Abbildung 1 *b* ist die heutige Anschauung dargestellt. Sie trägt den Tatsachen der Genetik, insbesondere der Mutationslehre Rechnung. (Näheres siehe Figurenerklärung.) Die stammesgeschichtlichen Veränderungen vollziehen sich p r i m ä r an den Keimzellen, also in der Keimbahn. Zu dieser Grundanschauung kommen eine Reihe von genetisch-entwicklungsphysiologischen Erfahrungen.

Die Veränderungen der Keimzellen können sich an den verschiedensten embryonalen Vorgängen und Phasen bis zum adulten Zustand auswirken. (Die Frage, ob nur Mutationen oder auch Plasmaänderungen primär eine Rolle spielen, sei hier nicht erörtert.)

Um die grundlegende Erscheinung der Anpassungen und des Angepasstseins zu erklären, muss die Selektion [1] herangezogen werden, deren Wirksamkeit gegenüber der Darwinschen Epoche heute gut begründet und feiner analysiert worden ist (vgl. u. a. DOBZHANSKY 1939 und HUXLEY 1945).

Eine Rekapitulation im Sinne des biogenetischen Grundgesetzes ist nach dieser Anschauung nicht möglich. „Ontogenesis does not recapitulate phylogeny, it creates it" (GARSTANG 1922, S. 82). Es werden nur embryonale Merkmale oder Stadien im Sinne von K. E. VON BAER (1828) rekapituliert. Allerdings führt positive Selektion rückwirkend von den erwachsenen Typen zurück zur Selektion der zugeordneten Keimzelltypen. Doch scheint mir dies nicht gleichbedeutend mit einer Rekapitulation im Sinne des biogenetischen Grundgesetzes zu sein, da die stammesgeschichtlich ändernden Vorgänge gerade in entgegengesetzter Richtung ver-

---

[1] Vgl. GUYÉNOT, *l. c.*, Chap. X et XI. HUXLEY 1945, Chap. 2, 3, 8.

laufen: statt von den erwachsenen Formen zu den Keimzellen von diesen zu den erwachsenen Formen.

II.

So zwingend die Grundvorstellung ist, so gross sind die Schwierigkeiten, wenn wir die genaueren Beziehungen zwischen Keimzellen, Erbfaktoren, Embryonalentwicklung und erwachsener Form konkret erfassen wollen. Sie sollen in folgendem der Gegenstand unserer Betrachtung sein, zunächst in allgemeinem Sinn, dann inbezug auf xenoplastische Transplantationen. Die Erörterung soll unter den beiden schon erwähnten Gesichtspunkten geschehen, dem genetischen und dem entwicklungsphysiologischen, die allerdings letzten Endes zu einer Einheit werden müssen.

1. Die genetische Grundlage. Eine erste grosse Schwierigkeit entsteht aus der Tatsache dass an der Entwicklung jeden Organs sehr viele Gene beteiligt sind; z. B. an der Morphogenese des Auges (von den Farbmutanten abgesehen) bei *Drosophila melanogaster* mindestens deren 40 [1]. In Wirklichkeit ist diese Zahl noch höher zu setzen, weil die normalen Allele der Letalgene nicht eingerechnet sind. Die Entwicklung jeden Organs ist also in höchst komplizierter Weise polygen bedingt.

Zweite Schwierigkeit: Ein grosser, wenn nicht der grösste Teil dieser Gene wirkt auch bei der Entwicklung anderer Organe mit. Bei dem eben genannten Augenbeispiel von *Drosophila* werden u. a. auch die Vitalität, Fertilität, die Ausbildung der Borsten beeinflusst.

Drittens: Die Kompliziertheit dieses Systems wird weiter dadurch gesteigert, dass morphologisch ähnliche Mutanten durch verschiedene Gene (mimic genes) verursacht werden können. So gibt es bei der Hausmaus zehn Rassen mit phänotypisch ähnlichen, genetisch aber verschieden bedingten Verkümmerungen der hinteren Rumpfregion (Dunn and Caspari 1944, s. auch Grüneberg, 1943).

Es besteht also zwischen Genbestand und Embryonalentwicklung von den Genen her eine äusserst komplizierte Beziehung. Jedes Merkmal, ob embryonal oder adult, bezieht sich immer auf eine Gengesamtheit.

[1] Auszählung nach Bridges and Brehme, 1944.

Zur Aufhellung dieser Beziehungen erweisen sich unter den Metazoen diejenigen Versuchstiere als besonders günstig, bei denen genetische Mannigfaltigkeit (Rassenbildung), Genwirkungen und Morphogenese miteinander verbunden werden können, so *Drosophila*, Hühnerrassen und kleine Nager (für die Maus vgl. Grüneberg, l. c.).

Bei *Drosophila* bieten die Untersuchungen von zwei Mitarbeitern Hadorns aux dem letzten Jahr eindrucksvolle Beispiele. Die Mutante Spermatheka (spt, Graber 1949) ändert speziell die frühe Morphogenese der Samenbehälter beim Weibchen. Die embryologische Untersuchung lässt die Abhängigkeit der Form und Zahl dieser Organe vom genannten Gen erkennen. Es sind auch Modifikationsgene und Aussenfaktoren (Temperatur und Ernährung) beteiligt. Somit ergeben sich komplizierte Bedingungen. Was bei *Drosophila* als Mutante neu und variabel aufgetreten ist, findet sich arttypisch in ähnlicher Form bei anderen Gattungen, Familien und Unterordnungen. Andere Organe werden durch spt nicht verändert.

Die zweite Mutante „letal-mäander" (Schmid 1949) hat polyphäne Wirkung und zeigt in dieser Richtung die verwickelte Beziehung zwischen Gen und Phänen. Sie erzeugt bei homozygoter Vertretung das Absterben des Tieres im dritten Larvenstadium, bewirkt jedoch vorher ein sehr mannigfaltiges Schädigungsmuster. Mit Ausnahme der Hauptstämme der Tracheen und der Malpighischen Schläuche verfallen alle Organe, jedes in einem charakteristischen Mass, einer Wachstumshemmung, wobei speziell der Eiweissstoffwechsel betroffen wird.

2. Wir kommen damit zum zweiten Gesichtspunkt, zur entwicklungsphysiologischen Betrachtung des Evolutionsproblems. Es ist, zumal von den experimentellen Untersuchungen an Amphibien her, allgemein bekannt, dass an jeder Organentwicklung sehr zahlreiche Entwicklungsfaktoren und -prozesse beteiligt sind. Dies gilt schon für die primäre Phase, in der die Organanlagen umrissen, „skizziert" werden, ehe noch die Histogenese eingesetzt hat. Dabei vollzieht sich ein äusserst verwickeltes quantitativ und zeitlich genau normiertes Zusammenspiel von Zellvermehrungen, Induktionen, Zellwanderungen, Affinitäten, Faltungen, Abschnürungen usw.

Die Komplikation wird aus zwei Gründen noch besonders gross. Einerseits gibt es zahlreiche Organe, z. B. bei den Wirbeltieren das Auge und das Viszeralskelett, deren Material aus verschiedenen Quellen stammt, wobei sich die verschiedenen Bereiche erst sekundär zu einer Einheit verbinden.

Auch finden wir, dass Organe, die bei verschiedenen Tiergruppen als homolog zu betrachten sind, nicht aus gleichem Material ent-

stehen. So entwickelt sich das Darmrohr der Chordaten bei den Haien und Knochenfischen aus dem Dach des Urdarms, bei den Cyclostomen und Urodelen aus dessen Boden, bei den Anuren aus beiden (DE BEER 1938, S. 70). Wenn diese Quellen auf die Eizelle zurückprojiziert werden, kommen sie an verschiedenen Eiorte zu liegen. Auch die Zahnentwicklung wäre hier zu erwähnen. Die Schmelzorgane werden bei *Amblystoma* meistens vom Ektoderm, zum Teil aber auch vom Entoderm geliefert (DE BEER 1947).

Andererseits gibt es auch in rein entwicklungsphysiologischem Gebiet, wie genetisch im Fall der mimic genes, nicht selten verschiedene Ursachen trotz nachheriger morphologischer Aehnlichkeit der Organanlagen selbst. Einen viel zitierten Fall bietet die Entwicklung der Amphibienlinse (vgl. SPEMANN 1915). Ihre Bildung muss bei *Rana fusca* durch den Augenbecher induziert werden; bei *Rana esculenta* ist diese Induktion unnötig.

Um zusammenzufassen: Wie bei der genetischen Grundlage, so ist es auch hier sehr schwierig, die entwicklungsphysiologische Mannigfaltigkeit in die Evolution hinüber zu projizieren.

III.

Damit kommen wir zwangsläufig zur Frage der Homologie und noch allgemeiner zum Problem der organischen Form überhaupt. Als homolog, insbesondere als „special homology" hat vor fast genau 100 Jahren OWEN (1843, 1846) definiert: „The correspondency of a part or organ, determined by its relative position and connections, with a part or organ in a different animal; the determination of which homology indicates that such animals are constructed on a common type", wie z. B. die Angehörigen der verschiedenen Wirbeltierklassen [1].

Diese idealistische, klare Definition wurde nach dem Durchbruch der DARWINschen Lehre stammesgeschichtlich gedeutet. Nun wurden diejenigen Organe bei verschiedenen Tierformen als homolog bezeichnet, die real auf ein entsprechendes Organ in einer gemeinsamen Ahnenform zurückgehen. Auch dann haben sie natürlich entsprechende Lagebeziehungen im Körper und ent-

[1] Vgl. HAAS and SIMPSON 1946. Analysis of some phylogenetic terms, with at redefinition. S. 320 ff.

sprechende Ontogenesen, da beide durch den Ahnen bestimmt wurden. Die Homologie wurde ein Hauptbegriff der vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte, der Palaeontologie, des natürlichen Systems und der Stammesgeschichte.

Es ist leicht einzusehen, dass man mit dieser Definition gegenüber einer Stammesgeschichte durch die Keimbahn in Schwierigkeit gerät [1]. Nach dem Wechsel der Grundvorstellung, die in Abbildung 1 dargestellt wurde, ist eine Beziehung auf Ahnenformen nicht mehr möglich. Andererseits lassen sich Homologien nicht auf Keimzellen beziehen und dass die Interpretation der Ontogenie Schwierigkeiten macht, wurde soeben dargelegt. Weder kann, um einer Formulierung DE BEERS (1938) zu folgen, die Homologie einfach auf die Wirkung einzelner Gene zurückgeführt werden, „but must be based on the gene-c o m p l e x ," noch lassen sich homologe Strukturen immer auf die gleichen Zellbereiche im Embryo oder die gleichen Eibereiche zurückbeziehen (*l. c.* S. 67 u. 70). Es stellt sich also die Frage, was wir nun unter Homologie zu verstehen haben.

Das Problem reicht dabei über die spezielle Frage hinaus bis zum „Problem der Form" überhaupt. Es besteht ein merkwürdiger Widerspruch: homologe Organe zeigen bei verwandten Tiertypen im embryonalen wie im erwachsenen Zustand ähnliche F o r m e n trotz der oben geschilderten Widersprüchlichkeit der genetischen und entwicklungsphysiologischen F o r m b e d i n g u n g e n. Die Linse, um nur dieses Beispiel zu wiederholen, hat denselben Bau, mag sie induziert sein oder nicht.

Vielleicht wird man diese Selbständigkeit der Form gerade aus dem k o m p l e x e n C h a r a k t e r d e r F o r m b e d i n g u n g e n verstehen können. Wenn die embryonale Entwicklung von so ungemein zahlreichen Bedingungen abhängt, lässt sich verstehen, dass sie, wenn sie nicht überhaupt der Letalität verfällt, durch eine Differenz in einer oder wenigen dieser vielen Faktoren nicht aus dem Geleise geworfen werden kann. Dabei mögen zwei weitere Gesichtspunkte mit berücksichtigt werden:

Bei jeder stammesgeschichtlichen Veränderung muss sich die Selektion im Sinne eines neuen harmonischen Gleichgewichts auswirken; Ontogenesen mit disharmonischen Faktorenabänderungen werden ausgeschieden.

---

[1] Literatur aus dem letzten Jahrzehnt: DE BEER 1938, 1940; KRYZANOWSKY 1939; HAAS and SIMPSON 1943; BOYDEN 1943, 1947; KÄLIN 1941, 1945; MOMENT 1945; HUXLEY 1945; SZARSKI 1949. — Ausserdem sei auf SPEMANN 1915, den das Thema Homologie sehr fesselte, hingewiesen.

Ferner: Im Frühstadium jeder embryonalen Organentwicklung besteht eine grosse Plastizität [1]. So hat z. B. der praesumptive Chordabereich in der jungen Gastrula auch die Potenzen, Somiten, Neuralrohr und Epidermis zu bilden, dazu die Fähigkeit sich selbst zu organisieren (HOLTFRETER 1938 a., S. 624 f., b., S. 723).

Auch von anderer Seite her finden wir Berührungspunkte die hier von Interesse sind. Sie beziehen sich wiederum auf die besonderen Verhältnisse in embryonalen Mustern. Relativ unbedeutende quantitative Veränderungen in einem Blastemfeld, z. B. einer Extremitätenanlage, können im embryonalen Muster zu bedeutenden qualitativen Veränderungen führen, bei der Extremitätenanlage zur Reduktion der Zehenzahl („Realisationsstufen", LEHMANN 1949, S. 571). Vgl. auch WADDINGTON 1947, ferner DALCQ et PASTEELS 1937, DALCQ 1941, LEHMANN 1945.

Angesichts des Beharrungsvermögens und der Selbständigkeit der sich formenden und geformten Organanlagen ist es verständlich, dass die Morphologen den Begriff der Homologie nicht preisgeben wollen (z. B. NAEF 1931, BOYDEN 1943, KÄLIN 1943, 1945).

Aber auch entwicklungsphysiologisch hat „geprägte Form" ihre besondere Bedeutung. Als Beispiel seien die Schlundtaschen im Vorderdamm der Amnioten genannt, die eine frühembryonale morphogenetische Funktion erfüllen. Sie entwickeln sich nicht mehr zu Kiemenspalten weiter, stehen aber, wie bei den Fischembryonen, im Dienst der fundamentalen Architektur des viszeralen Kopfbereichs (LEHMANN 1938, S. 188).

Von solchen Gesichtspunkten aus hat eine vergleichende entwicklungsphysiologische Analyse der Ontogenien verwandter Tierformen ein gesteigertes Interesse. Bei nahen Verwandten kann sie durch Bastardierung verbunden mit Transplantationen geschehen, wie es TWITTY und seine Mitarbeiter und wir selbst getan haben (vgl. z. B. TWITTY 1942, BALTZER 1940). —

Für einen entwicklungsphysiologischen Vergleich zwischen grösseren systematischen Gruppen ist dieser Weg nicht gangbar, wohl aber stehen uns hier heteroplastische und xenoplastische Kombinationen der reinen Arten zur Verfügung, denen ich mich nun im Rahmen unserer eigenen Experimente zuwenden möchte.

Wir haben jeweilen frühembryonales Anurenmaterial (meistens von *Bombinator*) orthotop in einen Molchkeim vom gleichen oder

[1] DE BEER (1940, S. 81): " phylogenetic or evolutionary plasticity ".

ähnlichen Stadium transplantiert und die Entwicklung dieser Chimären untersucht. Das Entsprechende gilt für die umgekehrte Kombination. Dann lässt sich an diesen chimärischen Keimen und Larven das System der entwicklungsphysiologischen Faktoren der beiden Komponenten vergleichen und die Zusammenarbeit der Bereiche verschiedener Herkunft von Stadium zu Stadium, solange sie überhaupt andauert, verfolgen.

IV.

Ich will diese vergleichende entwicklungsphysiologische Analyse anhand einiger Tabellen für verschiedene Organe durchführen. Zugleich erhalten wir damit anschauliche Beispiele für entwicklungsphysiologische Faktorensysteme. In einzelnen Fällen besteht auch eine Beziehung zu Genen oder Kernfaktoren.

1. Das Pigmentmuster der *Bombinator* larve (Tab. I).

Die Unkenlarve besitzt als besonderen Gattungscharakter ein regelmässiges Kreuz- und Linienmuster. Es wird durch Melanophoren hervorgebracht, die dicht unter der Haut liegen (adepidermale Melanophoren), regelmässige Kreuzform haben, und sich eben zu diesem orthogonalen Kreuzmuster verbinden. In Tabelle I ist diese Entwicklung zusammengefasst:

Kolonne B bezieht sich auf das Material selbst, d. h. auf die Melanophoren und ihre zellulären Vorstadien. Sie entstehen aus dem Material der Neuralwülste, die sich bei Schluss des Neuralrohrs zur Neuralleiste zusammenschliessen. Das praesumptive Melanophorenmaterial wandert grösstenteils nach den Seiten aus. Seine Zellen haben zuerst Sternform. Sie sind amoeboid. Dann bilden sie Pigment, dann endlich bilden sie die Kreuzform aus. Sie tun dies auch in Chimären, wenn *Bombinator*-neuralwulst in *Hyla*- oder *Triton*neuralen verpflanzt wird, die selbst keine kreuzförmigen Melanophoren besitzen (Baltzer, 1941).

In Kol. A sind die inneren Entwicklungsbedingungen allgemeiner Art aufgeführt, die auch bei andern Amphibien, z. Tl. auch anderen Wirbeltieren vorkommen und sich bei verschiedenen Amphibienarten vertreten können. Ich werde solche Faktoren als homodynam und nicht als homolog bezeichnen, um damit gegenüber morphologischer Homologie ihren entwicklungsphysiologischen Charakter zu umschreiben. In Kol. C endlich sind die für diese Pigmententwicklung spezifischen *Bombinator*-Faktoren zusammengestellt. Als spezifisch seien diejenigen Faktoren definiert, die nur bei der betreffenden Form vorkommen. (Baltzer 1950, S. 94). Wie aus den folgenden Beispielen hervorgeht, hat der Gegensatz homodynam/spezifisch verschiedene Grade.

Tabelle 1.

Entwicklungsphysiologisches Schema des adepidermalen Melanophorenmusters der Bombinatorlarve.
(DuShane, Twitty und Mitarbeiter, Baltzer, Rosin)

A Homodyname Fakt. d. Pigmentierung u. Musterbildung	B Materialgeschichte	C Spezifische Bo-Faktoren
1. Determ. dch. seitl. Bezirke d. Ud. daches	Neuralwülste Neuralleiste	
2. ?	Praesumpt. Melanophoren (unpigm.)	
3. Amoeb. Bewegungen, pos. Affin. Ep/Mel. (Kernfaktor)	Gerichtete Wanderung unter d. Epidermis	Anzahl d. praesumpt. Mel. Negat. Affinität (Kernfaktor)
4. Melanis. Faktor in Epid. Homodyn. Gen b. verschied. Amph. Gruppen	Melaninbildung Melanoph. sternfg.	
5. Orthog. Bau d. Grenzlam. d. Epid. (aquat. Anamnier)	Orthogon. Form d. adepid. Melanophoren, Richtung der Kreuzarme, Musterbildung	Reaktionsfähigkeit d. Bo-Melanophoren gegenüber orthogonaler Grenzlamelle
6. Spannungsrichtungen d. Epid. u. a. Organe		
7. Dotterbarriere u. a.		

Durch die Analyse der Chimären lässt sich das System der Entwicklungsfaktoren bei *Bombinator* näher bestimmen.

An allgemeinen homodynamen Faktoren sind vorhanden: Die primäre Determination der Neuralleiste durch Induktion vom unterlagernden Urdarmdach aus, dann die Determination eines Teils der Neuralleistenzellen zu Melanophoren; dann die amoeboide Beweglichkeit und die positive Affinität, die die Melanophoren an die Epidermis bindet (A, 3). Später, in einem jungen Larvenstadium, kommt dazu die Wirkung eines Gens, das die Bildung eines Wirkstoffs in der Epidermis kontrolliert, der von den Melanophoren aufgenommen wird und diese zur Bildung von Melanin befähigt (A, 4, Dushane).

Ein weiterer allgemeiner Faktor liegt im orthogonalen Bau der Grenzlamelle der Epidermis, der die Melanophoren von innen her dicht anliegen. Auch dieser Faktor findet sich bei allen Amphibien, ebenso

bei Fischen. (A, 5 ROSIN). Es sind wie Kol. A zeigt, noch weitere allgemeine Faktoren vorhanden, die hier übergangen seien.

Diesen zahlreichen allgemeinen Faktoren stehen, wie Kol. C zeigt, nur wenige spezifische Faktoren gegenüber. In den *Triton*-Chimären mit *Bombinator*-Neuralwulst wird der Wirt von Bo-Melanophoren überschwemmt. Ihre Ausbreitung hängt von der Anzahl der Melanophoren, also von der Vermehrungsrate des praesumptiven Melanophorenmaterials ab, und ist artspezifisch (C,3). Sie hängt ausserdem auch, wenn wir die Ergebnisse TWITTY's an *Triturus* heranziehen, von einem artbegrenzten Affinitätsfaktor ab, der im Kern lokalisiert ist und die Zerstreuung der Melanophoren kontrolliert.

Ein weiterer spezifischer Faktor liegt in der Fähigkeit der Melanophoren, auf die orthogonale Struktur der Grenzlamelle mit orthogonaler Zell-form zu reagieren, eine Fähigkeit, die nur *Bombinator* zukommt. Ob sie kernbedingt ist, könnte vielleicht durch Bastardierung von *Bombinator* mit anderen Anuren, kombiniert mit Neuralwulsttransplantation festgestellt werden.

Zusammenfassend kann man also sagen: Das entwicklungsphysiologische Faktorensystem lässt sich hier auflösen in Faktoren allgemeiner homodynamer und solche spezifischer Natur. In stammesgeschichtliche Betrachtungen übersetzt, hat sich also das Faktorensystem nur an wenigen Punkten ändern müssen um vom Pigmentierungstypus anderer Amphibienlarven zu dem besonderen von *Bombinator* zu führen.

Es ist allgemein hinzuzufügen, dass quantitative Unterschiede in der Organbildung der chimärischen Partner die Regel sind, so in der Wachstumsrate, der Zellmenge, damit der Organgrösse und Topographie im Einzelnen. Dies gilt auch für die als homodynam bezeichneten Faktoren. Solche quantitative Unterschiede sind schon an den heteroplastischen Chimären bei Urodelen, wie sie HARRISON und seine Mitarbeiter hergestellt haben, genau untersucht worden (HARRISON 1935 u. a. O.). Vom Gesichtspunkt der Evolution aus sind sie auch darum bedeutsam, weil Mutationen sehr häufig quantitativ wirken. Dass sie ontogenetisch zu tiefer greifenden qualitativen Unterschieden weiterführen können, wurde schon auf Seite 8 berührt.

2. Die Haftorgane.

Die Haftorgane der meisten Urodelenlarven, so auch der *Triton*-larven, sind lange Schläuche an den beiden Seiten des Kopfes dicht vor den vordersten Kiemen. Sie bestehen aus einer epidermalen Wandung, während das Schlauchinnere von einem axialen Gewebe mesektoder-

maler Herkunft erfüllt ist. Von ihm wird auch die Stützmembran dicht unter der Epidermis gebildet, die dem Schlauch Festigkeit verleiht und ihn im Kopfmesenchym verankert (s. Tab. 2, Reihe 1), Kol. B und C). Die Epidermis des Schlauchendes ist mit einzelligen Drüsen besetzt, die ein klebriges Sekret ausscheiden.

Die Haftorgane von Bombinator haben eine ähnliche, jedoch etwas ventralere Lage am Kopf als die Haftschläuche. Sie sind scheiben- oder grubenförmig und bestehen nur aus Epidermis mit Drüsenzellen (Tab. 2 Reihe 4). Ein axiales Gewebe fehlt; immerhin sind auch diese Haftorgane vom Mesektoderm unterlagert. Das Mesektoderm ist in beiden Partnern (bei normaler Entwicklung) dasjenige des primären Palatoquadratmandibularbereiches, womit auch die ähnliche Lage am Kopf begründet ist.

TABELLE 2.

Homodynamie und Spezifität in der Entwicklung der Haftorgane bei Urodelen und Anuren.

(HARRISON, MANGOLD, SPEMANN-SCHOTTÉ, ROTMANN, WAGNER)

Mek = Mesektoderm

A	B Äussere Wandung	C Axial. Gew. u. Stützmembran	D Chimär. Exp.	E Homodyn. Organanteil	F Spez. Organanteil
1. Urodel m. Hf.	Epid.	Mek.			
Heteropl. Exp. 2. Urodel-Spender m. Haftfäden Urod. Wirt ohne Haftfäden	Epid. —	— Mek.	Normaler Haftfaden	Mek. als Induktor u. Material gattungs homodynam	Epid.
3. Urod. Spender ohne Haftfäden Urod. Wirt mit Haftfäden	Epid. —	— Mek.	Fehlt		Epid.
4. Anuren mit Haftscheiben	Epid.	Fehlt			
Xenoplast. Exp. 5. Urod. Wirt mit Haftfäden Anur. Spender m. Haftscheiben	Epid. —	— Mek.	Norm. Haftf.	Mek. als Induktor (u. Hfd-Mat.) ordnungs-homo-dynam	Epid.
6. Anur. Spender mit Haftscheiben Urod. Wirt mit Haftfäden	Epid. —	— von Mek. unterlagert	Haft-drüsen		Epid.

Das Faktorensystem dieser Organe ist von mehreren Autoren durch Transplantationen untersucht worden, einerseits in heteroplastischer Kombination durch Verpflanzungen zwischen Urodelenarten, die als Larven Haftfäden ausbilden oder denen Haftfäden fehlen (HARRISON, MANGOLD, ROTMANN); andererseits wurden xenoplastische Verpflanzungen ausgeführt zwischen haftfadentragenden Urodelenarten und Anuren (ROTMANN, WAGNER).

Es ergibt sich aus diesen Versuchen, dass in allen Fällen das Mesektoderm der homodyname, die Epidermis aber der spezifisch bestimmende Organanteil ist (Kol. E, F): Haftfäden werden nur dann gebildet, wenn Epidermis einer haftfadenbesitzenden Urodelenart beteiligt ist (Reihen 2 u. 5). Das Mesektoderm kann dabei ebensogut von Urodelenarten ohne Haftfaden oder von Anurenarten herrühren, die selbst nur einfache Haftscheiben besitzen. Es wirkt dabei zuerst als Induktor und nachher als Baumaterial, das die Haftfadenepidermis vorbuckelt und, wenn sich der Schlauch ausbildet, dessen axiales Material liefert.

Stammt dagegen die Epidermis von haftfadenlosen Urodelen, so bleibt die Haftfadenbildung aus (Reihe 3); stammt sie vom Anur und sitzt auf *Triton*, so bildet sich eine Haftdrüse (Reihe 6, wie in dem klassischen Experiment von SPEMANN-SCHOTTÉ 1932).

Man kann die beiden Typen von Haftorganen kaum als homolog betrachten. Der homodyname Anteil (das Mesektoderm), den man als Träger einer Homologie vermuten könnte, ist an den Haftscheiben als Baumaterial überhaupt nicht beteiligt. Die Epidermis nimmt in beiden Gruppen teil und besitzt in beiden Gruppen Klebdrüsen. Aber auch ihr Anteil ist spezifisch verschieden; bei den Anuren betrifft er zudem nur die äussere, bei den Urodelen die beiden Epidermisschichten. Es könnte höchstens eine partielle Homologie in Frage kommen (vgl. auch BALZER 1950 u. Diskussion ROTMANN ebenda S. 113.

3. Die Zahnbildung. (Tab. 3).

Hier haben die Chimären von *Bombinator* und *Triton* eine interessante Analyse, die von WAGNER (1949) ausgeführt wurde, ermöglicht.

Bekanntlich entwickeln sich die Zähne aus zwei Anteilen: Dem meistens epidermalen Zahnsäckchen (dem Schmelzorgan) und der

mesektodermalen Zahnpapille. Bei den Urodelen sind schon die Larven bezahnt. Das Zahnsäckchen scheidet nach innen eine bei diesen larvalen Zähnen noch äusserst dünne Schmelzschicht ab. Die Zahnpapille entsteht aus Mesektodermmaterial, das (wie die Melanophoren) von der Neural-

TABELLE 3.

Zahnbildung bei Tritonlarven und chimärischen T-Bo-Larven (nach WOERDEMAN, DE BEER, SELLMAN, ANDRES, WAGNER).

Mek = Mesektoderm

A	B	C	D	E	F	G
Alle Stadien larval	Material f. Zahnpap. Mek.	Material f. Schmelz-org. Epid.	Jg. Zahn-anlagen	Dentin-bildg.	Schmelz-bildg.	Zahnbild. Skelett-bereiche (vgl. Tab. 5)
1. Triton	Triton	Triton	Normal	Reichlich	Sehr wenig	Dentale. Prämaxil. (Knochen)
2. Triton-Epidermis mit Bo-Mek. (Chimäre)	Bo- od. Bo + T-Mek	T-Epid	Normal	Sehr wenig	Fraglich	I-Rostr. S-Rostr. (Knorpel)
3. Bo-Epid. m. T-Mek (Chimäre)	T-Mek	Bo-Epid	Fehlen			
4. Homodynamie vs. Spezifität	Bo-Mek homodynam T-Mek	T-spezif.				

leiste herstammt. Dieses breitet sich dann zwischen Epidermis und Entoderm aus. Seine Zellen häufen sich im Hohlraum der Zahnsäckchen an und bilden dort die Papille. Die Dentinabscheidung ist in *Triton* schon bei den larvalen Zähnen sehr deutlich. Bei *Bombinator* ist die Larve noch zahnlos; Zähne treten bei den Anuren erst mit der Metamorphose auf.

Entwicklungsphysiologisch besteht wahrscheinlich die folgende Faktorenkette: Die primäre Induktion geht vom Entoderm des Vorderdarms aus und gibt einzelnen Mesektodermbereichen Zahnbildungstendenz. Von diesen aus wird die Epidermis zur Bildung von Schmelzorganen induziert. Diese wirken ihrerseits als lokale

Zentren zurück auf das Mesektoderm und induzieren die Anhäufung von Dentinbildnern in Zahnpapillen.

Die xenoplastischen Chimären lieferten zwei Resultate:

Der primäre Induktor, das Entoderm des Vorderdarmes ist, wie zu erwarten, bei *Triton* und *Bombinator* homodynam. Das orale Mesektoderm der zahnbildenden *Triton*- und der zahnlosen *Bombinator*larve ist ebenfalls homodynam für die Bildung von Zahnpapillen (Tab. 3, B, 2). Die Dentinbildung selbst ist jedoch bei chimärischen Zahnanlagen sehr schwach (E, 2).

Die Epidermis ist der Träger des spezifischen Faktors: Larvale Zahnanlagen entstehen nur, wenn *Triton*epidermis mitbeteiligt ist (D, 2). Chimären mit *Bombinator*mesektoderm in *Triton*-mundgegend bilden also Zahnanlagen; die reziproken Chimären mit *Triton*mesektoderm, aber mit *Bombinator*epidermis, bilden keine. Ob sie dazu fähig wären, wenn sie metamorphosieren, lässt sich leider nicht feststellen, da sich die xenoplastische Epidermis nicht so lange erhält.

Zusammenfassend: Die chimärische Analyse zerlegt auch die Zahnentwicklung in allgemeine Anteile und eine spezifische Komponente. In der larvalen Periode kann nur die *Triton*-epidermis (oder auch das orale *Triton*entoderm, de Beer) Zahnsäckchen liefern. Dagegen ist die Zahnbildungspotenz des larvalen Mesektoderms bei *Triton* und *Bombinator* vorhanden. Denn auch das *Bombinator*mesektoderm kann, obschon die *Bombinator*larve keine Zähne ausbildet, Zahnpapillen liefern, wenn *Triton* das zugehörige Zahnsäckchen produziert. Mit der Metamorphose bildet auch *Bombinator* Zähne aus. Sie haben ähnliche Form und sind den *Triton*zähnen homolog zu setzen. Zweifellos sind auch nicht nur die Zähne der adulten Anuren und Urodelen sondern auch die larvalen Urodelenzähne in die Homologie einzubeziehen.

Die experimentellen Tatsachen können uns hier helfen die Beziehung zwischen Homologie und Homodynamie deutlicher zu erfassen und gleichzeitig die auffallende Tatsache zu verstehen, dass das *Bombinator*mesektoderm Zahnpapillen entwickeln kann, wenn ihm Zahnsäckchen zur Verfügung stehen. Man wird die Situation wie folgt umschreiben können:

Stammesgeschichtlich sind die Anurenlarven mit ihren Hornkiefern gegenüber den bezahnten Urodelenlarven der abgeleitete

Zustand. Letztere stehen den (bezahnten) Larven der Stegocephalen (d. h. der Stammgruppe, vgl. S. 470), sehr nahe. Funktionell sind die Zähne der Urodelenlarve bei den Anurenlarven durch die raspelnden Hornkiefer ersetzt. Im Zusammenhang mit dieser Neurerwerbung, die die Epidermis betraf, welche auch an der Zahnbildung beteiligt war, wäre entwicklungsphysiologisch und stammesgeschichtlich die Zahnentwicklung bei den Anuren auf den erwachsenen Zustand hinausgeschoben worden (Heterochronie). Das Mesektoderm aber, d. h. das Zellmaterial, das wohl an der Zahnbildung, materiell aber nicht an der Hornkieferbildung beteiligt war, hätte seine Zahnkompetenz behalten.

4. Das viszerale Kopfskelett (Tab. 4).

Nachdem wir schon an den andern Fällen die Entwicklung von Neuralleistenmaterial kennengelernt haben, kann ich mich für das Viszeralskelett kurz fassen.

Die Kol. B enthält wiederum die Materialgeschichte, Kol. A die homodynamen, C die spezifischen Faktoren. Ein Teil des kranialen Neuralleistenmaterials bildet zunächst ein charakteristisches System von Strängen; aus diesen zweigt dann das mesektodermale Material der zukünftigen Viszeralbögen ab. Es wandert in die Zone der Vorderdarmfalten (der zukünftigen Viszeralregion) ein und erhält damit seine entscheidende topographische Aufteilung in Palatoquadrat-Mandibularbogen, Hyoid- und Branchialbögen.

Aus den Untersuchungen zahlreicher Autoren und insbesondere aus den von Wagner hergestellten Chimären ergibt sich, dass für *Triton* und *Bombinator* bei der Entwicklung des Viszeralskeletts eine Reihe von Faktoren homodynam sind, unter anderem:

Im Entoderm des Vorderdarms entstehen die Einfaltungen, die sich zu Kiemenspalten weiter entwickeln. Ihre Bildung ist, wie neuestens Mangold (1949) gezeigt hat, autonom (Tab. 4, A, 2). Das Entoderm wird durch diese Falten in einzelne von dorsal nach ventral verlaufende Stränge aufgeteilt. Damit werden in ihm schlauchförmige Räume abgetrennt, die als „Matrizen" für das viszerale Mesektoderm dienen. Dieses wandert auf Grund einer in einzelnen unbekannten Affinität in die Entodermschläuche ein (A, 3, Hörstadius und Sellman).

Bei allen diesen Vorgängen verhält sich das Mesektoderm von *Triton* und *Bombinator* gleich. Die beteiligten Entwicklungsfaktoren, topographisch die Entoderm-Matrizen, sind also für die Vertreter der beiden Amphibienordnungen homodynam, worauf ja auch schon die ähnliche Morphologie der Viszeralbögen hinweist.

TABELLE 4.

Entwicklungsphysiologisches Schema für das Kopfmesoderm („Mek") bei Urodelen, Anuren und Chimären. Bildung des viszeralen Kopfskeletts. (RAVEN, HÖRSTADIUS und SELLMAN, WAGNER).

A Homodyname Faktoren	B Zellmaterial	C Spezifische Faktoren
1. Determination durch Urdarmdach	Neuralwülste Neuralleiste	
2. Autonome Entodermfalten im Vd. D. = Matrizen f. Mek.	System von Mek. strängen	Verchied. arteigenes Entw. tempo und verschied. Materialmenge
3. Homodyn. pos. Affinität. des Mek zu Entoderm Mek.-Bögen homolog bei Bo u. T.	Mek.-Einwanderung in Entodermfalten, damit Anordnung zu Viszeralbögen	
4. pos. Affinität zw. Bo-Mek. u. T-Mek.	Chimärische viszerale Elemente, Bo in T, Bo + T in T: Trabekeln, Mandibulare, Palatoquadrat.	Verschied Zeitpunkt d. Verknorpelung Spezifische Formbildg.: Bo-PQ mit 3 Armen. Gesonderte Rostralia. Negat. Affinität zw. Rostr.- und T. knorpelmaterial

Bei Implantation von *Bombinator*neuralwulst in *Triton*neurulen entstehen chimärische Viszeralskelette verschiedener Art: Entweder reine *Bombinator*bögen in einem sonst aus *Triton*elementen zusammengesetzten Viszeralskelett oder in sich gemischte. T + Bo-Bögen (Tab. 4, B, 4; Abb. 13-16 bei WAGNER 1949.) Das glatte Zusammenschliessen von T- und Bo-Material zeigt, dass die Affinität zwischen dem viszeralen Mesektoderm der beiden Teilhaber positiv ist.

Eine Ausnahme bildet das Material der Rostralia. Wenn *Triton*material die „Wahl" hat, sich mit einem *Bombinator*mandibulare oder einem *Bombinator*rostrale zu verbinden, „wählt" es nach den bisherigen Befunden das Mandibulare, das als morphologisches Element auch in *Triton* vertreten ist (C, 4).

Neben diesen allgemeinen homodynamen gibt es spezifische Faktoren, die in Kolonne C zusammengestellt sind. Einerseits handelt es sich wie bei den Melanophoren um quantitative Unterschiede in der Entwicklungsgeschwindigkeit, in der Zellmenge, im Zeitpunkt der Verknorpelung. Ausserdem aber bestehen auch Formunterschiede; insbesondere bildet das *Bombinator*mesektoderm auch im *Triton*kopf ein dreiarmiges Palatoquadrat vom *Bombinator*typus.

Tabelle 5.

Zum Problem der Homologie der vorderrsten Visceralelemente (Knorpel und Knochen) bei Urodelen und Anuren (nach Sellmann, de Beer, Wagner).

A	B Suprarostr. (nur Anurenlarve)	C Prämaxill.	D Infra-Rostr. (nur Anurenlarve)	E Dentale	F Argumente betreffend Homologie der Rostralia mit Pmx und Dentale
1. Ursprung d. Materials	Rostrales Mesektoderm des primären Mandibularbereichs				Alle Elemente aus Neuralleiste
2. Topogenese	Mek. umgreift als Ring das Stomodäum				Aequival. Wanderung
3. Endgültige Lage	Vor u. in Verbindung m. Trabekelspitze		Vor Mandibulare		Aequival. Lage
4. Histol. Diff. in Larve	Knorpel auch in Trit. kopf	Knochen	Knorpel auch in Trit kopf	Knochen	Spez. Differenzierung
5. Differenzierung nach Metamorphose	abgebaut ?	Knochen	Knöcherne Pars mentalis d. Dentale	Knochen	In Unterkieferregion einheitl. Knochen In Oberkieferregion ?

Die Frage der Homologie liegt für den grössten Teil des Viszeralmaterials einfach. Die Morphogenese verläuft in den beiden zur Chimäre verwendeten Arten ähnlich. In zwei Punkten aber bestehen, wie in Tabelle 5 zusammengestellt ist, grosse Unterschiede.

Bei den Urodelen werden im Mundbereich jederseits ein knöchernes Praemaxillare (oben) und Dentale (unten), bei den Anurenlarven an den entsprechenden Stellen ein knorpeliges Supra- und Infrarostrale ausgebildet (Tab. 5, Kol. B-E). Beide Materialien, Knochen und Knorpel sind Mesektoderm, das auch in beiden Fällen eine entsprechende Topogenese durchläuft (Reihen 2 und 3). Somit wären die Rostralia nach Herkunft und Lage mit Praemaxillare und Dentale homolog zu setzen. Für diese Auffassung spricht auch ihre Beziehung zur Zahnbildung. Die Rostralia bleiben zwar in der *Bombinator*larve zahnlos; der benachbarten Epidermis fehlt die Fähigkeit, Zahnsäckchen zu liefern. In der Chimäre aber, wo sie mit *Triton*epidermis zusammenarbeiten können, werden sie auch zu Zahnbildungsbereichen (siehe Tab. 3 G). G e g e n eine Homologie spricht nur die verschiedene Differenzierung zu Knorpel und Knochen, wenigstens in der Larve. Mit der Metamorphose verschwindet dieser Gegensatz. Dann verknöchert auch das Infrarostrale und bildet den vordersten Teil des Dentale. Dagegen ist unklar, ob in ähnlicher Weise auch das Suprarostrale zum Praemaxillare verknöchert.

Die Situation ist ähnlich heterochron wie bei der Zahnbildung, mit der die Knochenbildung ja auch verwandt ist. Praemaxillare, Dentale und Zähne, die bei *Triton* schon in larvalen Stadien auftreten, werden bei *Bombinator* erst mit dem Uebergang zur adulten Form gebildet.

Eine solche Aenderung des ursprünglichen Zustandes, der schon bei den Stegocephalen vorhanden ist, könnte entwicklungsphysiologisch-stammesgeschichtlich im Zusammenhang mit der Ausbildung der Hornkiefer stehen, deren Stützen die Rostralia sind. Die Epidermis hätte in diesem Fall im Zusammenhang mit der Hornkieferbildung nicht nur die Fähigkeit zur Bildung von Zahnsäckchen, sondern das Mesektoderm hätte auch diejenige der Bildung zugeordneter Knochenbereiche verloren.

Ein kurzer palaeontologischer Hinweis mag diesen Abschnitt beschliessen. Es zeigte sich, dass bei der Bildung des Viszeralskeletts das Mesektoderm von *Triton* und *Bombinator* in vieler Hinsicht homodyname entwicklungsphysiologische Eigenschaften hat: Gemeinschaftliche Wanderung; positive gegenseitige Affinität des mesektodermalen Materials, positive Affinität des Bo-Skeletts zu *Triton*muskulatur (und zwar auch in spezifischen Fällen wie beim Processus muscularis des

Palatoquadrats, der bei *Triton* überhaupt nicht vorhanden ist); Homodynamie des Mesektoderms bei der Bildung der Zahnpapillen, indem Zahnanlagen auch entstehen, wenn Mesektoderm der zahnlosen *Bombinator*larve mit Epidermis der zahnbildenden Molchlarve zusammenkommt.

Nach Ansicht der Mehrzahl der Palaeontologen stehen die heutigen Urodelen den paläozoischen Stegocephalen näher als die Anuren (Kuhn 1939, Bystrow 1939). Der älteste fossile Anurentypus, ein *Protobatrachus*, wurde in der unteren Trias gefunden (Bystrow l. c. S. 87). Die Trennung der beiden Gruppen (in den erwachsenen Formen) liegt also weit zurück. Nach Säve-Söderbergh (1936) wäre die Verwandtschaft noch viel entfernter. Nach diesem Autor sind zwar die Batrachomorpha mit den Stegocephalen verwandt, die Urodelen aber würden selbständig auf die Dipnoer zurückgehen. Wie dem auch sei, seit der Trennung der Urodelen und Anuren sind mindestens 180 Millionen Jahre vergangen.

Leider ist man (vgl. Hodler 1949) nicht darüber informiert, wann palaeontologisch der Kaulquappentypus, dem auch der heutigen Unkenlarventypus zugehört, entstanden ist. Er hat sich aber wohl mit ziemlich grosser Wahrscheinlichkeit ungefähr mit dem erwachsenen Anurentypus ausgebildet. Wahrscheinlich sind also auch die Larventypen der Urodelen und Anuren, die in der Chimäre zusammenarbeiten, stammesgeschichtlich seit Millionen Generationen getrennt. Trotzdem ist ihr Mesektoderm in seiner Entwicklung in so hohem Grade homodynam wie die Chimären es zeigen.

V.

Einige allgemeinere Betrachtungen mögen die Beschreibung der Befunde beschliessen.

1. Es wurde in den allgemeinen Betrachtungen des II. Abschnitts darauf hingewiesen (S. 454 f.), wie schwierig es ist, die genetischen und entwicklungsphysiologischen Tatsachen auf die Evolution zu übertragen. Die Analyse der Chimären lieferte für solche Beziehungen wenigstens auf entwicklungsphysiologisch-morphogenetischem Gebiet einige Beispiele. Moment (1945, S. 455) hat neuerdings versucht, den Begriff der Homologie in drei Gruppen aufzulösen. Er bezeichnet die homologen Aehnlichkeiten 1) als „homogenetic", wenn entsprechende Gene, 2) als „homodynamic", wenn entsprechende entwicklungsphysiologische Kräfte wirksam sind; endlich 3) als „homophyletic", wenn gleiche Ahnen vorhanden sind. Eine solche Unterscheidung, der sich auch Szarski

(1949) anschliesst, erscheint formal möglich, in Wirklichkeit aber unhaltbar, sobald man berücksichtigt, dass 1) die Voraussetzung für 2), 1) und 2) diejenige für 3) sind.

2. Seit über hundert Jahren hat die Auffindung von Homologien dem Aufbau des natürlichen Systems, der Palaeontologie und Stammesgeschichte, der vergleichenden Anatomie und Embryologie unschätzbare Dienste geleistet. Nach Ansicht der Embryologen können dabei die Kriterien der Homologie in der Organvergleichung wohl mit Recht erst angewendet werden, wenn die Organe wirklich als „Organeinheit" geformt worden sind, wenn also z. B. Augenbecher, Linsenareal der Epidermis und Mesoderm zum Auge zusammengetreten sind oder wenn sich Zahnsäckchen und -Papille zur Zahnanlage vereinigt haben.

Auf der andern Seite bilden die Vorstadien der Organeinheit und damit auch die in ihnen nachweisbaren homodynamen und spezifischen Anteile eine unentbehrliche morphogenetische und entwicklungsphysiologische Grundlage, deren Abgrenzung gegenüber dem sich formenden Organ freilich nicht immer scharf gezogen werden kann. Die Unterscheidung von homodynamen und spezifischen Anteilen dürfte dazu beitragen, das Wesen der Homologie selbst zu klären und zur Annahme partieller Homologien führen.

3. Wie wir bei den Chimären gesehen haben, sind die spezifischen q u a l i t a t i v e n Unterschiede relativ wenig zahlreich (wie die orthogonale Form der *Bombinator*Melanophoren oder die Entstehung der Hornkiefer). Neben diesen qualitativen, in ihrer stammesgeschichtlichen Entstehung besonders rätselhaften Anteilen gibt es zahlreiche q u a n t i t a t i v e spezifische Unterschiede. Diese wenigstens sind der Erklärung durch Mutationen leichter zugänglich. Ihre Abgrenzung gegenüber wirklich qualitativen Unterschieden ist genetisch und entwicklungsphysiologisch eine der wichtigen Fragen.

4. Es ist auffällig, worauf auch schon HOLTFRETER hingewiesen hat, dass bei chimärischen Experimenten mit Amphibien bisher spezifische entwicklungsphysiologische Unterschiede vor allem in der Epidermis gefunden wurden, während das Mesektoderm oder Entoderm überwiegend Träger homodynamer Faktoren sind. Dies

mag mit der Art der Experimente zusammenhängen, weil speziell Epidermis und Neuralleiste, seltener aber Mesoderm und Entoderm transplantiert wurde. Es könnte aber auch seinen tieferen Grund darin haben, dass das Ektoderm das Keimblatt ist, das der Aussenwelt und ihren sich ändernden Bedingungen am direktesten ausgesetzt ist.

5. Allgemein werden umfangreichere homodyname Anteile und eine bessere Entwicklung bei denjenigen chimärischen Kombinationen und Organen zu erwarten sein, die auch schon morphologisch eine ähnlichere Entwicklung durchlaufen. So ist naturgemäss die Entwicklungsfähigkeit bei heteroplastischen Chimären (Harrison 1935 u. a. O.) besser als bei xenoplastischen Verbindungen. Unter letzteren haben die Labyrinthe eine besonders gute Entwicklungsfähigkeit gezeigt: *Bombinator*labyrinthe können sich in *Triton* normal entwickeln und auf kurze Zeit in der Larve zu normaler statischer Funktion kommen (Andres 1949, 1950.

Andererseits ist eine entsprechende xenoplastische Augenentwicklung schwerer zu erzielen (Baltzer 1942, Munemitsu 1949, unveröffentlicht), obschon auch die Augenentwicklung bei *Triton* und *Bombinator* sehr ähnlich verläuft. Hier spielen wohl quantitative und vor allem zeitliche Differenzen eine störende Rolle. Wie wichtig diese sind, hat Roth (1950, im Druck) für xenoplastische Neuralrohrchimären gezeigt.

6. Die xenoplastischen Transplantate haben eine begrenzte Lebensdauer. Sie gehen, vielleicht mit Ausnahme von Skelettelementen und Zähnen, immer vor der Metamorphose zugrunde (Andres und Roth 1949). Jedoch durchlaufen sie bei den chimärischen Kombinationen von *Bombinator* (und *Xenopus*) mit *Triton* vorher eine normale Morphogenese und Histogenese, kommen zum Teil auch zu normaler Funktion. Sie erhalten sich in diesem Kombinationen immer weit über die Periode hinaus, während der die Zellen noch von ihrer eigenen Dotterreserve leben und werden dann vom Wirt aus ernährt.

Die bei unseren Kombinationen relativ spät einsetzenden Degenerationserscheinungen sind noch wenig untersucht. Sie stehen in starkem Gegensatz zu den frühen Degenerationen anderer Amphibienkombinationen, wie sie von der Cotroneischen Schule

bearbeitet wurden [1]. Angesichts dieser Degeneration, auch wenn diese erst spät eintritt, könnte man einwenden, dass die Xenoplantate zwar für rein entwicklungsphysiologische Fragen etwas aussagen können, wenig oder nichts aber für Probleme der Evolution, wie sie hier erörtert wurden, da sich die Xenoplantate ja doch nicht bis in den erwachsenen Zustand erhalten.

Es scheint mir aber, dass die in späten Stadien einsetzende chimärische Unverträglichkeit die stammesgeschichtliche Bedeutung der Gemeinsamkeiten in früheren embryonalen Entwicklungsstadien nicht beeinträchtigen kann. Dies aus dem einfachen Grunde, weil die stammesgeschichtliche Entwicklung naturgemäss nicht von den heute ordnungsfremden Partnern ausging.

Es ist hinzuzufügen, dass sich in jeder Embryonalentwicklung eine allmählich fortschreitende biochemische (serologische) Spezialisation vollzieht. So ist denkbar, dass sich die Xenoplantate speziell aus diesem Grunde in den späteren Stadien nicht erhalten können.

LITERATUR

1949. ANDRES, G. *Untersuchungen an Chimären von Triton und Bombinator.* Teil I. *Entwicklung xenoplastischer Labyrinthe und Kopfganglien.* Genetica 24, 1-148.

1950. —— Zeitschr. vergl. Physiolog. Bd. 32. S. 1—28.

1949. ANDRES, G. und ROTH, H. *Die verschiedene Lebensdauer reziproker Transplantate in Molch-Unkenchimären.* Rev. suisse Zool., 56, 298-305.

1940. BALTZER, F. *Ueber erbliche letale Entwicklung und Austauschbarkeit artverschiedener Kerne bei Bastarden.* Naturwissenschaften, 28, 177-187, 196-206.

1941. —— *Untersuchungen an Chimären von Urodelen und Hyla.* Rev. Suisse Zool., 48.

1942. —— *Ueber Einheit und Spezialisation in der tierischen Entwicklung.* Verh. Schweiz. Naturf. Ges. Sitten, S. 59-66.

1947. BALTZER, F., ANDRES, G. und ROTH, H. *Ueber Entwicklung und Funktion xenoplastischer Organe in Triton-Bombinator-Chimären.* Proc. VIII. Intern. Congr. Genetics Hereditas, Suppl. 149-155.

[1] Siehe u. a. Zusammenfassung bei REVERBERI (1939), ferner neue Versuche über Unverträglichkeitsreaktionen bei Artchimären und neuere Literatur bei H. RUTZ (1948).

1950. Baltzer, F., Andres, G. und Roth, H. *Chimären und Merogone bei Amphibien.* Rev. suisse Zool., 59, Supplement.

1943. Boyden, A. *Homology and analogy: A century after the definitions of „Homologue" and „Analogue" of Richard Owen.* Quart-Rev. Biol. 18. 228-241.

1947. —— American Midl. Nat., 37, 648-669 (dem Verf. nicht zugänglich).

1944. Bridges, C. B. and Brehm, K. *The mutants of Drosophila melanogaster.* Carnegie Inst. Washington Publ. 552.

1939. Bystrow, A. P. *Blutgefässsystem der Labyrinthodonten.* Acta Zoologica. 20, 125-155.

1938. de Beer, G. R. *Embryology and evolution.* in: Evolution, Essays presented to E. S. Goodrich, 57-78.

1940. —— *Embryos and ancestors.* Oxford Clarendon Press 108 S.

1947. —— *The differentiation of neural crest cells into visceral cartilages and odontoblasts in Amblystoma and a re-examination of the germ-layer theory.* Proc. Roy. Soc. B. 134, 377-398.

1937. Dalcq, A. et Pasteels, J. *Une conception nouvelle des bases physiologiques de la morphogenèse.* Arch. bid. 48.

1941. Dalcq, A. *L'œuf et son dynamisme organisateur.* Sciences d'aujourd'hui. Albin Michel, Paris.

1939. Dobzhansky, Th. *Die genetischen Grundlagen der Artbildung* Gustav Fischer, Jena.

1945. Dunn, L. C. and Caspari, E. *A case of neighboring loci with similar effects.* Genetics 30.

1943. DuShane, G. *The embryology of Vertebrate Pigment cells.* Part I. Amphibia. Quart. Rev. Biol. 18, 109-127.

1922. Garstang, W. *The theory of recapitulation: a critical restatement of the biogenetic law.* Journ. Linnean Soc. Zool. 35, 81-101.

1949. Graber, H. *Genetische, entwicklungsphysiologische und morphogenetische Untersuchungen an der Mutante „Spermatheca" (SPT) von Drosophila melanogaster.* Zeitschr. f. Abstammgs.- und Vererbgs. lehre, 83, S. 106-135.

1943. Grüneberg, H. *The genetics of the mouse.* Cambridge, University Press.

1944. Guyénot, E. *L'origine des espèces.* Presses Universitaires de France, Paris.

1946. Haas, O. and Simpson, G. G. *Analysis of some phylogenetic terms with attempts at redefinition.* Proc. Amer. Philos. Soc. 90, 319-347.

1944. Hadorn, E. und Graber, H., *Ueber einen Drosophila-Stamm mit veränderten Spermatheken.* Rev. suisse Zool. 51, 418-423.

1925. Harrison, R. G. *The development of the balancer in Amblystoma, studied by the method of transplantation and in relation to the connective tissue problem.* J. exp. Zool. 41, 349-420.

1935. HARRISON, R. G. *Heteroplastic grafting in Embryology*, Harvey Lectures, 1933-34, 116-157.

1949. HODLER, F. *Untersuchungen über die Entwicklung von Sacralwirbel und Urostyl bei den Anuren.* Rev. suisse Zool., 56, 748-788.

1938*a*. HOLTFRETER, J. *Die Differenzierungspotenzen isolierter Teile der Urodelengastrula.* Roux'Archiv 138, 522-656.

1938*b*. —— *Die Differenzierungspotenzen isolierter Teile der Anurengastrula.* Roux'Archiv 138, 657-738.

1946. HÖRSTADIUS, S. und SELLMAN, S. *Experimentelle Untersuchungen über die Determination des knorpeligen Kopfskeletts bei Urodelen.* Nova Acta Reg. soc. Scient. Upsal. IV. 13, 3-170.

1945. HUXLEY, J. S. *Evolution. The modern Synthesis.* Harper Bros. London.

1941. KÄLIN, J. *Ganzheitliche Morphologie und Homologie.* Universitätsbuchhandlung, Freiburg (Schweiz), 41 S.

1945. —— *Die Homologie als Ausdruck ganzheitlicher Baupläne von Typen.* Bull. Soc. Fribourg. Sc. nat. 37, 1-31.

1939. KRYZANOWSKY, S. G. *Das Rekapitulationsprinzip und die Bedingungen der historischen Auffassung der Ontogenese.* Acta Zoologica. 20, 1-87.

1939. KUHN, O. *Die fossilen Amphibien und die Abstammung ihrer lebenden Vertreter.* Borntraeger 96 S.

1938. LEHMANN, F. E. *Die morphologische Rekapitulation des Grundplans bei Wirbeltierembryonen und ihre entwicklungsphysiologische Bedeutung.* Viert. j. Schrift natforsch. Ges. Zürich 83, 187-192.

1945. —— *Einführung in die physiologische Embryologie.* Birkhäuser, Basel.

1948. —— *Realisationsstufen in der Organogenese als entwircklungsphysiologisches und genetisches Problem.* 8. Jahresber. Schweiz. Ges. Vererb. forsch. Arch. Julius. Klaus-Stiftung 23, 568-573.

1931. MANGOLD, O. *Versuche zur Analyse der Entwicklung des Haftfadens bei Urodelen; ein Beispiel für die Induktion artfremder Organe.* Naturwissenschaften 19, 905-911.

1949. — *Totale Keimblattchimären.* Naturwissenschaften 36, 112-120.

1945. MOMENT, G. B. *The relationship between serial and special homology and organic similarities.* Amer. Naturalist 79, 445-455.

1926. NAEF, A. *Zur Diskussion des Homologiebegriffs und seiner Anwendung in der morphologie.* Biol. Zbl. 46, 405-427.

1931. —— *Die Gestalt als Begriff und Idee.* Handb. d. vergl. Anatomie der Wirbeltiere. (Bolk, Goeppert, Kallius, Lubosch).

1942. NEEDHAM, J. *Biochemistry and Morphogenesis.* Cambridge University Press.

1931. RAVEN, Chr., P. *Zur Entwicklung der Ganglienleiste. I. Die*

Kinematik der Ganglienleistenentwicklung bei den Urodelen. Roux' Archiv 125, 210-292.

1939. Reverberi, G. *Il comportamento dell'abozzo caudale degli Anfibi nei trapianti etero- et xenoplastici.* Arch. Zool. ital., 26.

1946. Rosin, S. *Über Bau und Wachstum der Grenzlamelle der Epidermis bei Amphibienlarven; Analyse einer orthogonalen Fibrillärstruktur.* Rev. suisse Zool. 53, 133-201.

1950. Roth, H. *Die Entwicklung xenoplastischer Neuralrohrchimären.* Rev. suisse Zool., im Druck.

1935. Rotmann, E. *Reiz und Reizbeantwortung in der Amphibienentwicklung.* Verh. D. Zool. Ges., 76-83.

1935. —— *Der Anteil von Induktor und reagierendem Gewebe an der Entwicklung des Haftfadens.* Roux' Archiv 133, 193-224.

1946. —— *Entwicklungsphysiologie der Wirbeltiere in Naturforschung und Medizin in Deutschland* 1939-1946, 53. Biologie. Teil II. S. 188.

1948. Rutz, H. *Wachstum, Entwicklung und Unverträglichkeitsreaktionen bei Artchimären von Triton.* Revue suisse Zool. 55, 623-674.

1936. Säve-Soderbergh, G. *On the morphology of the triassic Stegocephalians from Spitzbergen etc.* Svenska Vetensk. Akad. Handl. (3) 16. 1-181.

1949. Schmid, W. *Analyse der Letalen Wirkung des Faktors* lme *(Letal-Meander) von Drosophila Melanogaster.* Zeitsch. indukt. Abstammungs- und Vererb. lehre 38, 220-253.

1946. Sellman, S. *Some experiments on the determination of the larval teeth in Amblystoma mexicanum.* Odontologisk Tidskrift 54, 1-128.

1915. Spemann, H. *Zur Geschichte und Kritik des Begriffs der Homologie. Kultur der Gegenwart III.* IV. 1, 63-86.

1936. —— *Experimentelle Beiträge zu einer Theorie der Entwicklung.* Berlin, Springer.

1932. Speman, H. und O. Schotté. *Über xenoplastische Transplantation als Mittel zur Analyse der embryonalen Induktion.* Naturwissenschaften 20, 463-467.

1929. Stone, L. S. *Experiments showing the role of migrating neural crest (mesectoderm) in the formation of head skeleton and loose connective tissue in Rana palustris.* Roux' Archiv 118, 40-76.

1949. Szarski, H. *The concept of homology in the light of the comparative anatomy of vertebrates.* Quart. Rev. of Biology, 24, 124-131.

1942. Twitty, V. Ch. *The role of genetic differentials in the embryonic development of Amphibia.* Biol. Symp. VI, 291-310.

1942. Ubisch, L. (von). *Die Bedeutung der neueren experimentellen Embryologie und Genetik für das Evolutions-Epigeneseproblem.* Bios, Abhandl. z. theoret. Biologie, Bd. 14, 1-63.

1947. WADDINGTON, C. H. *Organisers and genes.* 160. S. Cambridge University Press.

1949. WAGNER, G. *Die Bedeutung der Neuralleiste für die Kopfgestaltung der Amphibienlarve. Untersuchungen an Chimären von Triton und Bombinator.* Rev. suisse Zool. 56, 520-620.

1946. WOERDEMAN, M. W. *Exp. Embryology.* Netherlands 1940-45. Elsevier Publish. Comp. New York, Amsterdam.

N° 12. **E. Hadorn** und **W. Fritz,** Zürich. — Veränderungen am transplantierten weiblichen Geschlechtsapparat von *Drosophila melanogaster* nach Behandlung der Imaginalscheibe in Salzlösungen[1]. (Mit 4 Textabbildungen).

Aus dem Zoologisch-vergl. anatomischen Institut der Universität Zürich.

Problemstellung und Methodik.

Durch Transplantation von Teilstücken der Genital-Imaginalscheibe von *Drosophila melanogaster* wurde in früheren Experimenten (HADORN und GLOOR, 1946; HADORN, BERTANI und GALLERA, 1949) die Regulationsfähigkeit und Feldorganisation der Genitalprimordien untersucht. Es zeigte sich, dass angeschnittene Organfelder weitgehend bis völlig regulationsfähig sind. Es ist nun zu prüfen, ob und in welchem Ausmasse die Entwicklungsleistung der Feldbereiche auch durch chemische Eingriffe beeinflusst werden kann. Eine kontrollierte Behandlung der Imaginalscheibe kann nur „in vitro" durchgeführt werden. Dabei müssen allerdings die chemischen Agenzien einer „physiologischen" Salzlösung beigegeben werden. Bevor Schlüsse bezüglich spezifisch chemischer Wirkungen möglich sind, sollte man wissen, wie Salzlösungen an sich wirken. In der vorliegenden Arbeit versuchen wir daher, den Einfluss verschieden konzentrierter Lösungen von NaCl (und LiCl) festzustellen.

Wir wählten als Testobjekt den relativ einfach zu analysieren-

[1] Ausgeführt mit Unterstützung der Julius Klaus-Stiftung für Vererbungsforschung, Sozialanthropologie und Rassenhygiene.

den weiblichen Geschlechtsapparat und berücksichtigten dabei in erster Linie das Borstenmuster der Vaginalplatten.

Die Imaginalscheiben wurden aus Larven, die in der 2. Hälfte des 3. Stadiums standen, herauspräpariert. Die Sektion erfolgte in 0,8% NaCl-Lösung. Anschliessend brachten wir die Genitalscheiben für 20—30 Minuten in die Behandlungslösung. Vor dem Transplantieren wurden die Scheiben in 0,8% NaCl-Lösung wieder „ausgewaschen". Dann implantierten wir die unverletzten Imaginalscheiben in Larven des 3. Stadiums. Nach der Metamorphose des Wirtes können die nun metamorphosierten Transplantate aus dem Abdomen der Fliegen herauspräpariert und untersucht werden. Wie früher gezeigt wurde, kann eine so transplantierte Genitalanlage alle Elemente eines normalen Geschlechtsapparates ausbilden. Alle Versuche wurden mit dem gleichen Stamm (Berlin-Inzucht) ausgeführt. Die Tiere wurden bei 25° C. gehalten. Die Operation und Behandlung der Scheiben „in vitro" erfolgte bei Zimmertemperatur von 17—20° C.

Das normale Borstenmuster der Vaginalplatte.

Die Abbildung 1 zeigt die beiden Vaginalplatten von *Drosophila melanogaster*, so wie sie sich bei unserem Stamm „in situ" entwickeln. Am medianen Rande der Chitinplatte steht ein Borstenbesatz, in dem drei verschiedene Borstentypen auftreten, für die wir die

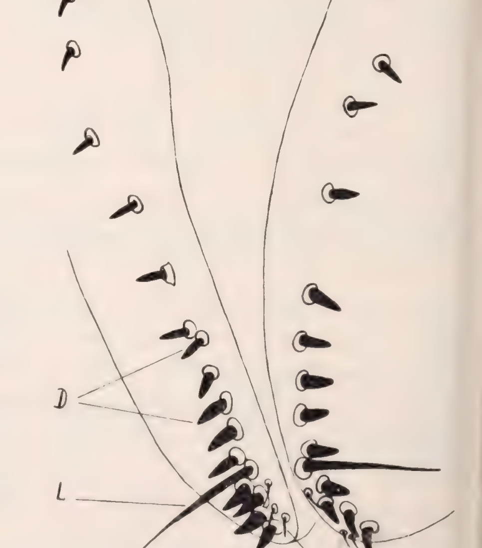


Abb. 1.

Die beiden Vaginalplatten einer normalen Kontrolle in situ. D = Dornborste; L = Langborste; M = Mikroborste.

Vergr. 350 ×.

folgenden Bezeichnungen einführen: Meist 14—16 „Dornborsten“ (D), eine grosse „Langborste“ (L) und 3 „Mikroborsten“ (M). Die Langborste ist ein für das Genus *Drosophila* typische Bildung. Sie ist stets am hintern Umbiegungsrand der Vaginalplatte inseriert und zwar median von der langen Reihe der Dornborsten. Diese sind so angeordnet, dass in der Regel 4 Dornborsten hinter der Langborste stehen. Dabei ist (von hinten gezählt) die 4. Dornborste gegen die in einer Reihe stehenden 3 hinteren Dornborsten etwas nach aussen versetzt. An diese 4. Dornborste schliessen die in einer Reihe stehenden, nach vorn ziehenden weiteren Dornborsten an. Die Mikroborsten sind nur bei starker Vergrösserung sichtbar. Sie sind ebenso typisch von einem ringförmigen Sockel umgeben wie Dorn- und Langborsten. Ihre Anordnung variiert nur wenig, und regelmässig finden sie sich nur hinter der Langborste und median neben den hintersten Dornborsten.

Die Variabilität dieses Borstenmusters ist nicht sehr gross. Aus der Abbildung 2 ist ersichtlich, dass die Zahl der grossen Borsten (Dorn- und Langborsten) nur zwischen 15—19 Elementen pro Platte schwankt.

Die Borstenzahl der Transplantate.

Die Tabelle 1, sowie die Abbildung 2 geben eine Uebersicht über die Zahl der Borsten in den metamorphosierten Trans-

TABELLE 1.

Borstenzahl pro Vaginalplatte (exklusive Mikroborsten) und Häufigkeit von ausgeprägten (+), von angedeuteten (±) und von fehlenden Doppelreihen (—).

Serie	Borstenzahl										Doppelreihen		
	4	7	10	13	16	19	22	25	28	31	+	±	—
Kontrolle	—	—	—	—	79	8	—	—	—	—	—	1	88
0,35%	1	7	2	13	36	14	7	3	1	—	14	9	63
0,7—0,8%	1	1	—	8	12	10	1	1	—	—	—	2	32
1,0%	—	—	4	13	14	7	2	1	1	1	7	5	18
2,0—3,0%	—	2	—	17	52	22	4	—	2	1	12	11	80
5,0%	2	—	1	14	11	8	1	—	—	—	4	1	38
LiCl	—	—	1	17	72	24	12	6	1	—	22	12	97

plantaten. Die Mikroborsten wurden dabei nicht mitgezählt, da sie nur in günstig orientierten Präparaten mit Sicherheit festzu-

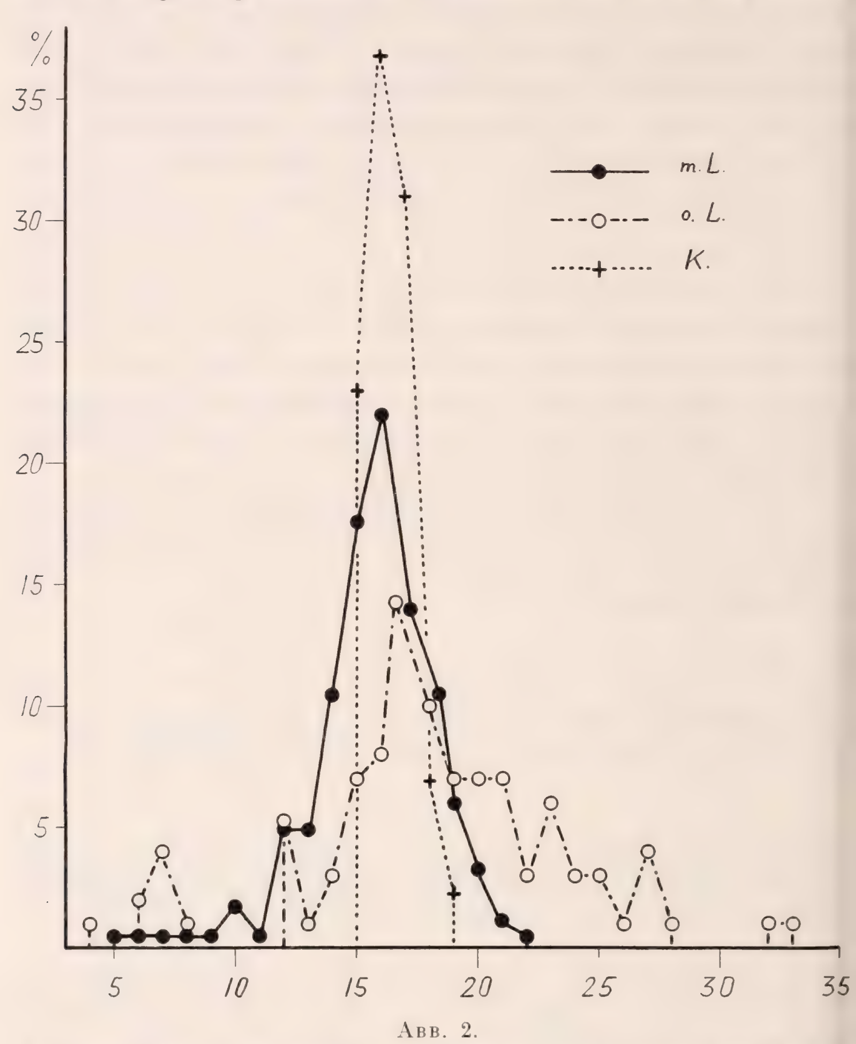


Abb. 2.

Prozentuale Verteilung (Ordinate) der Borstenzahlen (Abszisse) pro Vaginalplatte (exklusiv Mikroborsten). m. L. = Implantate mit Langborste; o. L. = Implantate ohne Langborste. K = Kontrollplatten in situ. Zahl der untersuchten Platten: für m. L. = 182; für o. L. = 100; für K = 87.

stellen sind. Sie treten aber in den Transplantaten ebenso regelmässig auf wie beim normalen Apparat. In der Tabelle 1 geben wir die Häufigkeitsverteilung der Borstenzahlen auf Dreiergruppen an.

In der mit „16" bezeichneten Klasse wurden also auch die Vaginalplatten mit 15 und 17 Borsten eingereiht. Gegenüber den nur zwei Klassen besetzenden Kontrollen unterscheiden sich alle Transplantationsserien in zweifacher Hinsicht: Erstens finden sich in beträchtlicher Zahl Platten mit deutlich reduzierter Borstenzahl, und zweitens finden wir ebenso oder noch häufiger Vaginalplatten, die eine deutlich bis weit übernormale Borstenzahl tragen.

Die Unterschiede zwischen den mit verschiedenen NaCl-Konzentrationen behandelten Serien sind nur unwesentliche. Da das Versuchsmaterial in einzelnen Serien nicht genügend gross ist, verzichten wir in Anbetracht der grossen Variabilität auf die Berechnung der Mittelwerte und die statistische Behandlung der Differenzen. Immerhin scheinen die geringsten Abweichungen vom Normalen bei Konzentrationen von 0,7—0,8% vorzukommen. Eine solche Lösung wäre nach WIGGLESWORTH (1938) annähernd isotonisch zur Hämolymphe von Mückenlarven. Bei Hypotonie (0,35%) wie auch bei Hypertonie (1,0—5,0%) dürfte wohl bei Vermehrung des Versuchsmaterials eine verstärkte Tendenz für extreme Borstenzahlen nachweisbar sein.

Versuche mit einer stark hypotonischer Konzentration (0,1%) zeigten, dass die behandelten Imaginalscheiben fast ausnahmslos absterben, ohne sich weiter zu entwickeln. Erstaunlich ist dagegen unser Befund, dass die Imaginalscheiben die Behandlung in der stark hypertonischen Lösung (5%) aushalten. Sie werden dabei während der Behandlung milchig weiss und nehmen erst nach dem Auswaschen wieder den normalen Aspekt an. Ob noch stärkere Konzentrationen ertragen werden können, wissen wir nicht. Diesbezügliche Versuche fehlen noch.

Veränderung des Borstenmusters.

Bei Vermehrung der über das Normale hinausgehenden Borstenzahl treten die Dornborsten in typischen Doppelreihen auf. Die Abbildungen 3 und 4 zeigen solche Implantate und zwar je aus einer hypotonischen resp. hypertonischen Serie. Die zweireihige Anordnung kann sich mehr oder weniger typisch über die ganze Plattenlänge erstrecken. Die Bildung einer zweiten Reihe von Dornborsten beruht nicht auf dem Ausbau der Mikroborsten-

anlage, da diese auch beim Auftreten von Doppelreihen in charakteristischer Ausprägung erhalten sind. Zudem finden wir die zusätzliche Borstenreihe auch im vorderen, proximalen Plattenteil, wo bei normalen Kontrollen niemals Mikroborsten entstehen.



Abb. 3.
Vaginalplattenpaar aus der Implantatsserie nach Behandlung mit 0,35% NaCl. Doppelreihenbildung und Ersatz der Langborste. Vergr. 350 ×.

In der Tabelle 1 haben wir die Häufigkeit des Auftretens von Doppelreihen angegeben. Bei schwacher Manifestation des Merkmals (±) sind nur wenige (1—3) zusätzliche Borsten neben der Hauptreihe ausgebildet. Bei starker Entwicklung der Doppelreihe (+) sind Muster vom Typus der Abbildungen 3 und 4 festzustellen. Aus der Zusammenstellung geht hervor, dass eine schwache Tendenz zu Doppelreihen bei Kontroll-Platten „in situ" sich nur ganz ausnahmsweise durchsetzt. Gering ist die Häufigkeit der Doppelreihen auch für die Konzentration von 0,7—0,8% (Tab. 1). Nach Behandlung mit schwachen und starken Lösungen treten Doppelreihen häufig auf.

Eine weitere charakteristische Veränderung bei Vermehrung der Borstenzahl führt zu einem Ersatz der grossen Langborste durch eine gewöhnliche Dornborste, die nun



Abb. 4.

Vaginalplattenpaar aus der Implantatsserie nach Behandlung mit 3% NaCl. Die beiden abgebogenen Vaginalplatten zeigen 60 ! Dornborsten in Doppelreihen. Keine Langborste ! Vergr. 350 ×.

ihren Platz einnimmt. Damit wird eine Ausgestaltung des Borstenmusters verwirklicht, wie sie normalerweise bei keiner Spezies der Gattung *Drosophila* vorkommt. Da nun die Vermehrung der Borstenzahl durch Doppelreihenbildung zustandekommt, muss zwischen dieser Veränderung und der Umwandlung der Langborste eine Beziehung bestehen. In der Tabelle 2 ist angegeben, wie

Tabelle 2.

Beziehung zwischen dem Vorkommen der Langborste und dem Auftreten von Doppelreihen. Zahl der Vaginalplatten.

		Doppelreihe			Total Fälle
		+	±	—	
Langborste	vorhanden	14 (4,6%)	32	261	307
	ersetzt	66 (33,4%)	29	102	197

Doppelreihen und Langborstenfrequenz korreliert sind. Wir stellen fest, dass beim Vorkommen einer Langborste nur in rund einem Zwanzigstel der Fälle eine starke Doppelreihe (+) auftritt, dass dagegen beim Fehlen der Langborste in einem Drittel der Platten ausgeprägte Doppelreihen (+) vorhanden sind. Dieser Unterschied ist statistisch hoch gesichert. Jene Faktoren, die eine Vermehrung der Borstenzahl bewirken, gefährden gleichzeitig die Differenzierung der Langborste und lenken die Entwicklung ihrer Anlage in eine Richtung, die zur Bildung einer gewöhnlichen Dornborste führt. Diese Tatsache wird durch die Kurven der Abbildung 2 belegt. Wir sehen, dass für die Gesamtheit aller jener Platten, die keine Langborste ausbilden, die Borstenzahl (Dornborsten) pro Platte bedeutend höher ist als bei Implantatsplatten, die eine Langborste tragen. Vor allem fehlt die Langborste allen Platten mit extrem hohen Borstenzahlen (über 22 Dornborsten).

Angaben zum Verhalten der übrigen Teile des Geschlechtsapparates.

Die Analplatten wurden nicht in unsere quantitativen Untersuchungen einbezogen. Sie sind in den Transplantationen meist beide vorhanden; doch ist ihre Borstenzahl gelegentlich stark reduziert. Uterus und Ovidukt sind stets normal entwickelt. Das ventrale Receptaculum ist ebenfalls ausnahmslos vorhanden. Die Paragonien sind in unseren Totalpräparaten schwierig festzustellen; über ihre Ausbildung kann daher nichts ausgesagt werden. Die Spermatheken traten in 126 Fällen in der normalen Zweizahl auf. Bei 16 Transplantaten fanden wir nur 1 Spermatheke und in 2 Fällen fehlten beide Spermatheken. Eine Vermehrung auf drei Elemente trat in 2 Fällen ein, und schliesslich wurden bei einem Transplantat 4 Spermatheken festgestellt. Da der verwendete Stamm ausnahmslos 2 Spermatheken ausbildet, sind die aufgetretenen Veränderungen auf die Behandlung zurückzuführen. Die Minderleistungen können wohl als Schädigungseffekte gedeutet werden, während die sehr seltenen Vermehrungen möglicherweise Regulationen sind, wie sie nach Verletzung eines Feldbereiches (Hadorn, Bertani, Gallera 1949) regelmässig auftreten.

Versuche mit LiCl.

Zur Behandlung der Imaginalscheiben wurde eine LiCl-Lösung verwendet, die mit einer NaCl-Lösung von 0,8% isotonisch ist. Die Ergebnisse sind in der letzten Reihe der Tabelle 1 angegeben. Bezüglich Borstenzahl, Auftreten von Doppelreihen und Umwandlung der Langborste ergeben diese Versuche durchaus ähnliche Resultate wie die NaCl-Serien. Eine besondere spezifische Wirkung der Li-Ionen konnte für die geprüfte Konzentration nicht festgestellt werden. Es scheint vielmehr, dass das Na-Ion durch das Li-Ion ohne wesentliche Folgen ersetzt werden kann.

Schlussbemerkungen.

Unsere Experimente sollten einige Grundlagen schaffen für die weitere entwicklungsphysiologische Analyse des weiblichen Geschlechtsapparates der *Drosophila*. Sie haben vor allem gezeigt, dass es bei herauspräparierten Genitalscheiben, die der Einwirkung von Salzlösungen ausgesetzt werden, zu charakteristischen Veränderungen im Borstenmuster der Vaginalplatten kommen kann.

Zunächst kommen in allen Serien einzelne Transplantate vor, deren Borstenzahl gegenüber der Norm reduziert ist. Solche Minderleistungen traten auch bei transplantierten männlichen Genitalscheiben auf (Hadorn, Bertani und Gallera, 1949). Irgendwelche, durch Operation und Behandlung bewirkte Schädigungen müssen diese Reduktionen bewirken.

Andererseits wird in einem beträchtlichen Prozentsatz der Transplantate eine weit überdurchschnittliche Borstenzahl differenziert. Dieser Effekt tritt vor allem nach der Behandlung der Imaginalscheiben in hypotonischer oder auch in hypertonischer Salzlösung auf. Doch konnte keine klare Beziehung zwischen der Ionenkonzentration und dem Ausmass der Borstenvermehrung festgestellt werden (Tab. 1). Da es uns überdies nicht gelang, eine physiologische NaCl-Lösung zu finden, durch welche die Borstenzahl nicht beeinflusst wird, stellt sich die Frage, ob die beobachteten Effekte überhaupt durch die Behandlung mit Salzlösungen bewirkt wurden. Könnten nicht während der Sektion

oder Implantation im Vaginalplattenfeld geringe Verletzungen entstehen, die dann zu regulativen Mehrfachbildungen führen müssten ? Dass angeschnittene Felder des Geschlechtsapparates ausgiebig regulieren, wurde in den zitierten früheren Arbeiten aus unserem Institut dargelegt. Nach den Fragmentationsexperimenten (Hadorn und Gloor 1946) führt nur eine paramediane Längsteilung der Genitalscheibe zu Borstenvermehrung auf den Vaginalplatten. In sagittalen Längshälften bilden sich höchstens soviele Borsten wie in einer Kontrollplatte eines Paares. Die Felder der beiden Vaginalplatten müssen daher im 3. Larvenstadium von einander getrennt sein und stark seitlich liegen. Würden nun die Borstenvermehrungen der vorliegenden Experimente auf zufälligen mechanischen Verletzungen beruhen, so wäre zu erwarten, dass Doppelreihen häufig nur bei einer Platte eines Paares entstünden. Unser Material zeigt aber (Abb. 3 u. 4), dass fast ausnahmslos beide Feldbereiche einer Platte gleichmässig mit Vermehrung reagieren. Dieses Verhalten spricht gegen die zufällig örtliche Wirkung mechanischer Insulte und wird verständlich unter der Annahme, dass wirklich das „Bad“ in der Salzlösung die Borstenvermehrung bewirkt.

Von besonderem Interesse sind die festgestellten Veränderungen im Borstenmuster. Bei Erhöhung der Zahl werden Bereiche der Vaginalplattenfläche von Dorn-Borsten besetzt, die sonst bei *Drosophila melanogaster* stets leer sind. Andere Arten der Gattung, wie z. B. einzelne Spezies der *obscura*-Gruppe differenzieren neben den „Randborsten“ einzelne Gruppen von „Feldborsten“. Was hier genotypisch festgelegt ist, kann demgemäss bei *melanogaster* einigermassen „phänokopiert“ werden. Dabei wiederholen die zusätzlich zu Borstenbildung verwendeten Hypodermiszellen allerdings das arttypische Reihenmuster. Der gleichzeitig erfolgende Ersatz der grossen Langborste durch eine kurze Dornborste weist darauf hin, dass es sich bei der Doppelreihenbildung nicht um eine blosse Zusatzleistung zur normalen randlichen Borstenreihe handeln kann. Es ist vielmehr anzunehmen, dass durch die Salzlösung die Gliederung und Differenzierung des Borstenfeldes als Ganzes betroffen wird. Es ist möglich, dass dabei durch die eindringenden Ionen die Wirkungssphäre von dominierenden Feldpartien eingeschränkt wird, so dass sich jetzt eine latent vorhandene Potenz zur Borstenbildung in einem Gebiet manifestieren kann,

das normalerweise durch die Konkurrenz dominierender Regionen kontrolliert wird. Mit dieser Hypothese sollte lediglich eine von vielen Interpretationsmöglichkeiten angedeutet werden.

Summary.

1. Genital imaginal discs were dissected from third instar larvae of *Drosophila melanogaster*. They were then transferred into NaCl-solutions of different concentrations (0,35%-5%), and after a „treatment in vitro" of half an hour implanted into the body cavity of larvae of the same stage.

2. Particular attention was given to the differentiation of the vaginal plate of the transplants.

3. Alterations of the number and the pattern of the bristles occurred in a relativly high percentage of the transplants.

4. Of special interest are the cases where the number of bristles becomes considerably increased some times up to twice the number normal to the species. We then find instead of the normal single row of „spine-bristles" two more or less regular rows.

5. In plates with doubled rows of spine-bristles the one large „long-bristle", which otherwise is an invariant character of the genus Drosophila, is no longer differentiated but becomes replaced by a common spine-bristle.

6. The normal appearance of three „micro-bristles" is described. These very small elements are not affected by the *in-vitro*-treatment.

7. The above mentioned alterations of the bristle pattern were obtained in series treated with hypotonic NaCl-solutions (0,35%) as well as in hypertonic series (1,0%-5,0%). No concentration of NaCl has yet been found which is without effect on the differentiation of the vaginal plates. The most normal development was obtained with 0,7%-0,8%.

8. In one series the transplants were treated with a Li-Cl-solution of the same ionic concentration as a 0,8% NaCl-solution. Such a replacement of ions did not produce any significant alterations in the effects.

LITERATUR

1946. HADORN, E. und GLOOR, H. *Transplantationen zur Bestimmung des Anlagemusters in der weiblichen Genital-Imaginalscheibe von „Drosophila“*. Rev. suisse Zool. 53, 495-501.

1949. HADORN, E., BERTANI, G. und GALLERA, J. *Regulationsfähigkeit und Feldorganisation der männlichen Genital-Imaginalscheibe von Drosophila melanogaster*. Roux' Archiv 144, 31-70.

1938. WIGGELSWORTH, V. B. *The regulation of osmotic pressure and chloride concentration in the haemolymph of mosquito larvae*. Journ. exp. Biol. 15, 235-254.

No 13. **Hans Burla,** Zürich. — Inversionen in Wildpopulationen von Arten der *annulimana*-Gruppe der Gattung *Drosophila*. (Mit 4 Textabbildungen und 1 Tabelle).

Contribution No. 10 of the cooperative research project of the University of Sao Paulo and Columbia University on genetics and ecology of tropical *Drosophila*.

Aus Untersuchungen von DOBZHANSKY (1949) über die Häufigkeit von Inversionen in Wildpopulationen geht hervor, dass bei *D. pseudoobscura* ein chromosomaler Polymorphismus auf dem Weg der Frequenzänderung einzelner Genanordnungen auf ökologisch bedeutsame Variationen des Milieus adaptiv reagiert. Bei *D. willistoni* beobachteten DOBZHANSKY und Mitarbeiter (DA CUNHA et al. 1950; DOBZHANSKY et al. 1950), dass das Ausmass der chromosomenstrukturellen Heterogenität positiv korreliert mit der relativen Anzahl ökologischer Nischen schwankt, die eine Population zu besetzen vermag. Die beiden Ergebnisse zusammenfassend lässt sich sagen, dass der innerhalb einer Wildpopulation realisierte

Inversionsreichtum den Beobachter erraten lässt, wie weit die Population adaptiv-genetisch polymorph, d. h. ökologisch vielwertig, und auf Milieuänderungen anpassungsfähig ist. Ob diese Befunde innerhalb des Genus *Drosophila* Allgemeingültigkeit besitzen, lässt sich erst ermessen, wenn weitere Arten inversionsstatistisch untersucht sind. Im folgenden seien die Beobachtungen über Inversionsfrequenz wiedergegeben, die ich aus der zytologischen Untersuchung einiger zahlenmässig kleiner Fänge von Arten der *annulimana*-Gruppe gewann.

Material und Technik.

Die *annulimana*-Gruppe zählt in Süd-Amerika, soweit bekannt, vier Arten. Sie stehen verwandtschaftlich den Arten der *repleta*-Gruppe nahe, zeichnen sich durch ihre beträchtliche Körpergrösse von von 3,4 bis 5,2 mm aus und eignen sich dank ihrer grossen Speicheldrüsen-Chromosomen gut für die zytologische Untersuchung. Die Chromosomensätze sind in allen vier Arten stark verschieden: *D. annulimana* besitzt 4 Paare V-förmige und 1 Paar stabförmige Chromosomen, *D. ararama* 1 Paar lange, stabförmige mit Satellit, 1 Paar J und 3 Paare kleine, stabförmige , *D. arassari* 5 Paare stabförmige und 1 Paar punktförmige und schliesslich *D. arapuan* neben 2 verschieden langen Paaren V-förmigen je 1 Paar stabförmige und punktförmige Chromosomen (Dobzhansky u. Pavan, 1943; Pavan u. da Cunha, 1947). In den Speicheldrüsenzellen sind bei *D. annulimana* 9 lange Arme unterscheidbar, bei *D. ararama* 6, bei *D. arassari* und *D. arapuan* je 5. Bei allen vier Arten zerreisst das Chromozentrum in den meisten Präparaten, so dass die einzelnen Chromosomenarme nicht von einem gemeinsamen Zentrum ausstrahlen, anderseits wirkt die Chromosomenenden-Affinität in der Weise, dass oft einige Arme aneinandergereiht sind. Eine vorläufige Darstellung der einzelnen Chromosomenarme wurde erst für *D. annulimana* gegeben (Dobzhansky u. Pavan, 1943). Die auf Exkursionen gefangenen Weibchen wurden einzeln angesetzt. Sofern sie befruchtete Eier ablegten, wurden von den sich entwickelnden, verpuppungsreifen Larven Quetschpräparate in Orcein-Essigsäure angefertigt. Von jedem Weibchen protokollierte ich die Inversionen im heterozygoten Zustand von nur je einer Larve.

Inversionen-Häufigkeit.

Tabelle I vermittelt einen Ueberblick über die Ergebnisse der quantitativen Untersuchung. Sämtliche erwähnten Orte liegen im südlichen Brasilien: Monjolinho (Est. de Goyaz) auf etwa 15° südlicher Breite, die übrigen Orte im Staat Sao Paulo, auf der Breite des südlichen Wendekreises.

TABELLE 1.

Anzahl Weibchen, deren Nachkommen (1 Larve, F1) inversionsfrei (0 Inversionen) oder heterozygot für 1, 2 oder 3 Inversionen waren.

	D. annulimana				*D. ararama*				*D. arapuan*				*D. arassari*			
Inversionen:	0	1	2	3	0	1	2	3	0	1	2	3	0	1	2	3
Vila Atlantica 20. 8.48		3	1	1	1											
Mogi das Cruzes 4. 9.48	1				1				1	1	2	1		2	3	
Bertioga			1													
Pirassununga 11.10.48	8												2			
Mogi das Cruzes 23.10.48		1		1					1		2					
Vila Atlantica 20.11.48	2															
Mogi das Cruzes 25.12.48	1									1						
Mogi das Cruzes 21. 2.49			1													
Monjolinho 11. 6.49	5															
Untersuchte Individuen total	26				2				9				7			

Von *D. annulimana* wurden am meisten Fänge erzielt. Ein Fang von 17 Weibchen aus Belem (Para) wurde nicht verzeichnet, da keines der Tiere Nachkommen lieferte.

Die unter „Vila Atlantica" registrierten 5 Weibchen stammen aus einem küstennahen, subtropischen Regenurwald. Die Nachkommen dreier Weibchen waren heterozygot für je eine Inversion, die Larven von zwei andern Weibchen zeigten 2 beziehungsweise 3 Inversionen. Obwohl in Abständen von 1—2 Monaten während eines Jahres am gleichen Ort gesammelt wurde, wie übrigens auch in Mogi das Cruzes und Pirassununga, konnten nur noch Ende November zwei Weibchen in Vila Atlantica gesammelt werden, deren Nachkommen keine Inversionen zeigten.

Bemerkenswert ist, dass sich 8 Weibchen aus Pirassununga und 5 aus Monjolinho als inversionsfrei erwiesen. Beide Orte liegen mehr im Landinnern und die dortigen *D. willistoni*-Populationen zeigten eine dauernd hohe Inversionsfrequenz (DA CUNHA et al., 1950). Die wenigen Beobachtungen bei *D. annulimana* deckten einen offenbar grossen Inversionsreichtum auf, und sie erlauben den ungesicherten Schluss, dass der Inversionsbestand der Art je nach Ort und Jahreszeit variiert.

Bei *D. ararama* liess die Prüfung zweier Individuen keine Inversionen auffinden, dagegen zeigte die Untersuchung der kleinen Muster von *D. arapuan* und *D. arassari*, dass bei beiden Arten verschiedene Genanordnungen wahrscheinlich häufig kombiniert auftreten müssen.

Die einzelnen Inversionen.

Bei *D. annulimana* wurden insgesamt 7 Inversionen oder Inversionskombinationen festgestellt, die sich auf 3 Chromosomenarme verteilen:

a) ein Komplex von 3 teilweise übereinandergreifenden Inversionen in Chromosom A [1], der sich von subbasal bis terminal erstreckt und in einigen Zellen unter Bildung dreier Paarungslücken ungepaart erscheint (Villa Atlantica).

b) eine subbasale Inversion in Chromosom A (Vila Atlantica).

c) eine terminale Inversion in Chromosom A (Vila Atlantica). Die Inversionen *b*) und *c*) sind wahrscheinlich Bestandteile des Komplexes *a*).

d) eine medioproximale kurze Inversion in Chromosom B (Vila Atlantica).

e) eine doppelte mediane Inversion in Chromosom C (Bertioga, Abb. 1).



ABB. 1.
Inversionen im Chromosom C (*e, f*) von *D. annulimana*.
Vergr. 1800 ×.

[1] Eine sichere Identifizierung der Chromosomen-Arme mit Hilfe der Darstellung in DOBZHANSKY und PAVAN (1943) gelang mir nicht. Meine Angaben über die Lokalisation von Inversionen *a—g* in den Armen A, C und E sind mutmasslich.



ABB. 2. — Zwei basale Inversionen (*a* und *b*) in einem Chromosom von *D. arapuan*. Vergr. 1050 ×.



ABB. 3. — Chromosomen einer Speicheldrüsenzelle von *D. arapuan* mit einer subbasalen Inversion (*c*). Vergr. 700 ×.

f) eine mediodistale Inversion in C, wahrscheinlich ein Bestandteil von *e*) (Mogi das Cruzes).

g) eine basale Inversion in Chromosom E (Mogi das Cruzes).

Bei *D. arapuan* sind in zwei verschiedenen Chromosomenarmen insgesamt 3 Inversionen nachgewiesen worden: eine basale (*a*) und

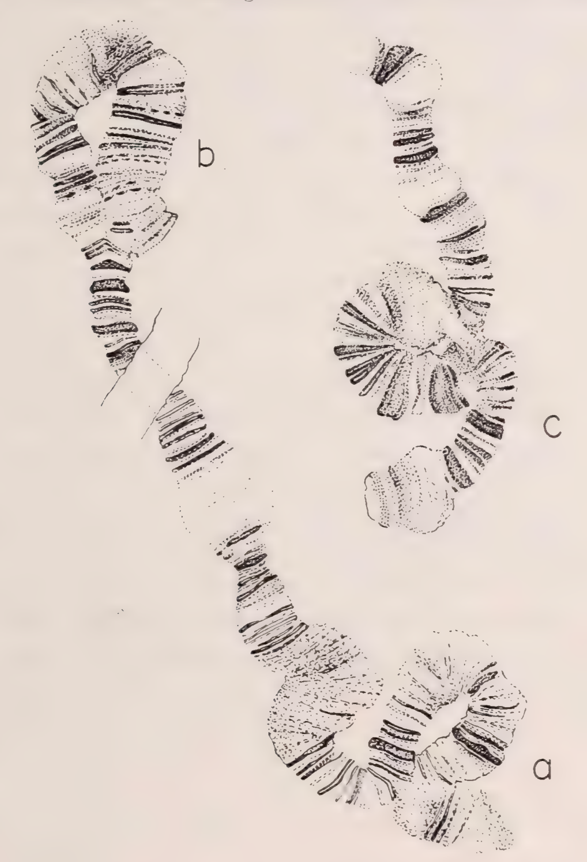


ABB. 4.

3 Inversionen in 2 Chromosomen von *D. arassari*. Vergr. 1200 ×.

eine subbasale (*b*), einzeln oder zu einer Doppelschlinge kombiniert (Abb. 2), sowie eine subbasale (*c*, Abb. 3) in einem andern Chromosom, gut kenntlich an den zwei hellen, verbreiterten Stellen innerhalb des invertierten Chromosomenstücks.

Bei *D. arassari* wurden ebenfalls in zwei Chromosomenarmen zusammen 3 Inversionen gefunden, nämlich eine subbasale (*a*) und eine terminale (*b*) in einem Chromosom, sowie in einem andern Chromosom eine medioproximale (*c*, Abb. 4).

Diskussion.

Trotz der Spärlichkeit des untersuchten Materials fällt die relativ hohe Inversionenhäufigkeit auf, und ohne dass aus den kleinen Zahlen sichere Schlüsse gezogen werden könnten, erscheint es als wahrscheinlich, dass sich bei *D. annulimana* die Inversionsfrequenz im Lauf des Untersuchungsjahrs geändert hat und an verschiedenen Orten nicht die gleiche ist. Ein solches Variieren könnte als Effekt von „genetic drift" aufzufassen sein. Ueber die Anzahl von Individuen, die eine Population bilden, sind weder absolute Zahlen noch überhaupt die Grössenordnung bekannt. Wir können jedoch annehmen, dass die Populationen der vier Arten relativ klein sind. Unsere geringen Fangzehlen sprechen dafür, wie auch der Umstand, dass ich innerhalb der untersuchten Biotope meistens sämtliche Individuen der Arten der *annulimana*-Gruppe nur an einem der zahlreich ausgesetzten Köder fing. Die betreffenden Arten bilden offenbar an bestimmten, eng umschriebenen Stellen im Regenurwald oder verwildertem Nachwuchswald kleinste Populationen, deren Dichte im Lauf des Jahres stark schwankt.

Eine zweite Erklärungsmöglichkeit wäre die, dass der chromosomale, strukturelle Polymorphismus dieser Arten adaptiv wirksam ist und sich dementsprechend die relative Häufigkeit der verschiedenen Genanordnungen gleichzeitig mit ökologisch bedeutsamen Aenderungen des Milieus verschiebt. Es wäre dies ein analoger Vorgang wie er von DOBZHANSKY bei *pseudoobscura* nachgewiesen wurde. Bei *D. willistoni* stellten wir ebenfalls Aenderungen in der Frequenz einiger einzelner Inversionen im Lauf des Beobachtungsjahres fest (DA CUNHA et al., 1950), doch sind bei dieser Art infolge ihrer ständig grossen Populationsdichte die Frequenzen eher fixiert als bei den Arten der *annulimana*-Gruppe, für die kleine Populationen charakteristisch sind.

Summary.

a) The occurence of inversions in wild populations of 4 known species of the *annulimana*-group, i.e. *D. annulimana*, *D. ararama*, *D. arapuan* and *D. arassari*, has been studied.

b) In spite of the small number of tested individuals there have been found inversions with seemingly high frequency. In

26 individuals of *D. annulimana* there have been observed 7 different inversions or inversion complexes. In each of the two species *D. arapuan* and *D. arassari* I have found 3 inversions.

c) Regardless of the scarcity of the data, a tendency to alter the frequency of different gene arrangements in the course of a year is obvious. The observed difference in the incidence of inversions is possibly due to the adaptive response of gene arrangements to different ecological conditions, as it has been observed also in *D. pseudoobscura* and *D. willistoni.* The populations of the 4 species consist only of relatively small numbers of individuals, therefore alterations in the frequency of inversions can take place very quickly.

LITERATURVERSEICHNIS

1950. DA CUNHA, A. B., BURLA, H. and DOBZHANSKY, Th. *Adaptive Chromosomal Polymorphism in Drosophila willistoni.* Evol. 4.

1943*a*. DOBZHANSKY, Th. and PAVAN, C. *Studies on Brazilian Species of Drosophila.* Bol. Facul. Fil. Ciên. e Letr. Univ. S. Paulo 36.

1943*b*. —— *Chromosome Complements of some South-Brazilian Species of Drosophila.* Proc. Nat. Acad. Sc. 29.

1949. DOBZHANSKY, Th. *Observations and Experiments on Natural Selection in Drosophila.* Proc. 8th Intern. Congr. Genetics.

1950. DOBSHANSKY, Th. BURLA, H. and BRITO DA CUNHA, A. *A Comparative Study of Chromosomal Polymorphism in Sibling Species of the willistoni Group of Drosophila.* Amer. Naturalist.

1947. PAVAN, C. und DA CUNHA, A. B. *Espécies Brasileiras de Drosophila.* Bol. Facul. Fil. Ciên. e Letr. Univ. S. Paulo 86.

N° 14. **H. Staiger,** Basel. — Zur Determination der Nähreier bei Prosobranchiern. (Mit 3 Textabbildungen und 2 Tabellen.)[1]

(Zoologische Anstalt der Universität Basel und stazione zoologica, Napoli.)

Bei den Nähreier-Arten unter den stenoglossen Prosobranchiern gelangt von einer grossen Zahl von Eiern, die unter identischen Bedingungen in geschlossenen Kapseln zur Ablage kommen, ein jeweils nur sehr kleiner Teil zu voller Entwicklung. Die übrigen — bei gewissen Arten 99% der Gesamt-Eizahl — stellen ihre Entwicklungsprozesse in frühen Stadien ein und werden später von den wenigen sich entwickelnden Veligerlarven derselben Eikapsel in den Mitteldarm aufgenommen und verdaut. Die Eiproduktivität solcher Nähreier-Arten ist der Erscheinung jeweils in dem Sinne angepasst, dass im Vergleich zu den Arten mit vollständiger Eifertilität eine bedeutend höhere Eizahl zur Ablage kommt. In dieser Eizahl-Korrelation, die beiden Entwicklungsvarianten dieselbe Vermehrungsrate zusichert, erweist sich der aberrante Entwicklungsmodus mit Nähreiern als eine evolutiv stabilisierte Erscheinung.

Das Nähreier-Phänomen stellt in erster Linie das Problem der Determination. In bisherigen Arbeiten hat die Frage nach den Sterilitätsursachen der Nähreier in den beiden Hypothesen der atypischen Besamung und der Praedetermination der Nähreier (Hyman 1925, Portmann 1927, 1930; Glaser 1906, Ankel 1930) jeweils verschiedene Beantwortung gefunden. Die eigenen Befunde an den beiden mediterranen Arten *Pisania maculosa* und *Fasciolaria lignaria* sollen versuchen, zu neuen Auffassungen über den Determinationsmechanismus zu gelangen.

---

[1] Ausgeführt mit Unterstützung durch die Stipendien-Kommission Basel-Stadt und die Eidg. Kommission für die Zoolog. Stationen Neapel und Roscoff. Meinem Lehrer, Herrn Prof. A. Portmann, bin ich für seine Anregung zur vorliegenden Arbeit und für seine stete Unterstützung zu herzlichem Dank verpflichtet.

Typenbildung.

Die Eier von *Pisania* kommen in Portionen von 300 bis 600 in verschlossenen Kapseln zur Ablage. Hievon sind um 2% entwicklungsfähig. Abbildung 1 bringt oben die Ordnung der Entwicklungsprozesse dieser Normaleier zur Darstellung. Die Besamung der Normalkeime erfolgt im Verlauf der Passage des Oviduktes. Der drüsige distale Oviduktabschnitt sezerniert anschliessend um die Eiportion ein Kapselsekret, das während der Ablage zur Kapsel erhärtet. Das Besamungsstadium der Eier ist das Diplotän; es folgen Diakinese bei Ablage, die beiden meiotischen Teilungen, Bildung der Pronuclei, Befruchtung und erste Furchungsteilungen.

Was an einem Nährei vor sich geht, ist demgegenüber allgemein als Arretierung oder Störung des normalen Entwicklungsprozesses in einem bestimmten Punkt des Ablaufes zu charakterisieren. Hierbei erscheint bedeutungsvoll, dass die Nähreier unter sich keine uniformen Sterilitätsbedingungen aufweisen. Bei *Pisania* lassen sich fünf distinkte Verhaltenstypen der Sterilität neben dem einen

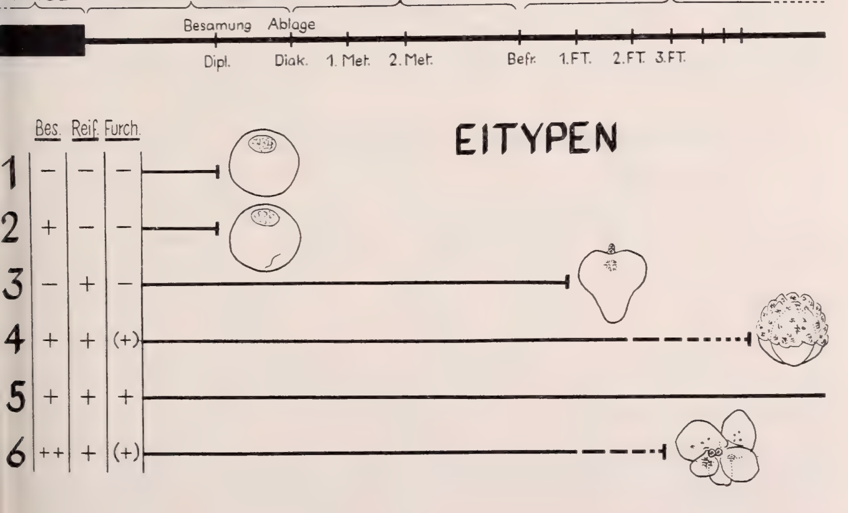


ABB. 1.
Typenschema der Eier von *Pisania maculosa*.

fertilen Typ unterscheiden. Als Klassifikationskriterien dienen zwei Momente: erstens die Besamungsverhältnisse, und zweitens die Arretierungsphase des normalen Eikernverhaltens. Das Typenschema ordnet die Typen hauptsächlich nach dem zweiten Merkmal.

Der erste Typ gelangt in seiner Meiose bis zum Diplotän und wird im Besamungsstadium arretiert. Eine Besamung findet nicht statt. Der Oocytenkern degeneriert, zeigt aber vorher normal gebildete Diplotän-Bivalente mit chiasmatischer Bindung.

Ein 2. Typ weist dieselben Eikernbedingungen auf, ist aber besamt. Das eingedrungene Spermium bleibt ohne geregelte Formveränderung in abnorm langgestreckter Gestalt im Dotter liegen.

Die Eier des 3. Typs bleiben unbesamt wie jene des ersten; hier wird aber die Eireifung mit beiden meiotischen Teilungen normal durchgeführt und anschliessend ein weiblicher Pronucleus gebildet. Nach metaphasischer Ausbildung seiner Chromosomen am animalen Pol setzt die Degeneration ein ohne Bildung einer Furchungsspindel.

Besondere Verhältnisse zeigt der 4. Verhaltenstyp. Diese Eier werden normal besamt, worauf die Eireifung vollendet wird und beide Vorkerne zur Ausbildung gelangen. An die Kernverschmelzung schliesst eine diploide Furchung an. Bereits nach wenigen Furchungsschritten zeigen sich cytologische Zerfallserscheinungen. Die Entwicklung kommt zwischen 50 und 100 Zellen zum Stillstand. — Die Eier dieses 4. Typs stimmen im Entwicklungsablauf generell mit jenem des 5. (Normalkeime) überein, sind aber steril wie die vorigen Typen.

Den 6. Typ endlich stellen polysperm besamte Eier. Sie vollenden ebenfalls ihre Reifung; die anschliessende Furchung ist hochgradig gestört, da sich sämtliche eingedrungenen Spermakerne daran beteiligen. Die Entwicklung kommt nach wenigen unregelmässigen Furchungsschritten zum Stillstand.

Typenbildung ist allgemein phasenweise oder stufenweise partielle Elimination von Eiern, nachdem die ersten cytologischen oder morphologischen Entwicklungsvorgänge gleichzeitig und unter denselben äusseren Bedingungen begonnen wurden. Von den Nähreiern sind vor allem die Typen 1 und 4 von allgemeinstem Vorkommen. Der erste Typ (Nährei-Norm) stellt die grosse Majorität (ca. 90%) der Eier und bestimmt dadurch das generelle Bild der für die Art typischen Nähreier-Morphologie. Die übrigen Nähreiertypen treten weniger regelmässig auf und variieren stark in ihrem prozentualen Verhalten. Numerisch bewegen sie sich um die Grössenordnung der Fertilitätsrate; sie sind also relativ selten, repraesentieren aber doch ein notwendiges Merkmal des Nähreier-Phänomens.

Zur Diskussion der Sterilitätsursache liefert die Typenbildung zwei wesentliche Fakten:

1. Eine Beteiligung atypischer Spermien an der Bestimmung der Sterilität ist nicht festzustellen.

2. Für die Entstehung eines Normalkeimes sind weder vollzogene Besamung, noch ein normales Vorkernverhalten hinreichende Bedingungen. Besonders ist hervorzuheben, dass neben einer Sterilität, die sich bereits im gametischen Zustand äussert (Typ 1), eine zygotische Letalität zutage tritt (Typ 4).

Es bestehen also Nähreier verschiedener Wertigkeit, welche verschiedene Sterilitätsmodi repraesentieren. Ihre Beziehung zum Determinationsproblem mag an den beiden Tatsachen der Polyspermie und der zygotischen Letalität diskutiert werden.

Polyspermie und zygotische Letalität.

Der Polyspermiegrad ist bei *Pisania*-Eiern relativ gering. Viel auffälliger manifestiert sich die Erscheinung bei den Nähreiern von *Fasciolaria lignaria.* Die Eier dieser Art zeigen denselben Polymorphismus der Besamung wie *Pisania:* neben einer Majorität unbesamter Eier existieren monosperme und polysperm besamte. In Tabelle 1 sind

TABELLE 1.

Verteilung der Eier einer Kapsel von Fasciolaria lignaria auf Besamungsklassen.

Anzahl Spermien pro Ei	Zahl der Eier	In Prozenten
0	148	58,2
1	37	14,6
2	12	27,2
3—5	16	
6—10	13	
11—20	13	
21—50	10	
51—100	5	
Total:	254 Eier	

die Resultate der Spermien-Auszählung an den Eiern einer *Fasciolaria*-Kapsel, nach Besamungsklassen geordnet, zusammengestellt. Von 254 Eiern waren 58,2% unbesamt, 14,6% monosperm und 27,2% polysperm besamt. Die Polyspermie erreicht hier einen weit höheren Grad

als bei *Pisania*; die Maximalzahl der in einem Ei angetroffenen Spermien betrug 77. — Polyspermie ist bei *Pisania* wie bei *Fasciolaria* immer pathologisch im Effekt und führt entweder zu schweren Furchungsstörungen oder zu Entwicklungsstillstand bereits während der Reifung des Eies. Die Erscheinung ist umso auffälliger, als gleichzeitig der Grossteil der Eier derselben Eikapsel überhaupt unbesamt bleibt. Für diesen Besamungsausfall kann somit nicht einfach Spermamangel verantwortlich gemacht werden.

Die zygotische Letalität der Eier vom Typ 4 kommt in der Regel bereits in frühesten Furchungsstadien zum Ausdruck. Abb. 2 zeigt die Furchungskernkonfiguration eines Normalkeimes in Ansicht vom animalen Pol des Eies, Abb. 3 das Kernmuster eines gleichaltrigen sterilen Furchers vom Typ 4 aus derselben Eikapsel. Die Kondensation der Prophasen erfolgt in letzterem sehr unregelmässig, Meta- und Anaphasen sind verklumpt, die Furchung ist etwas retardiert gegenüber gleichaltrigen Normalkeimen. In frühen Stadien stimmen die Kernmuster beider Typen im Prinzip überein. Später macht sich ein gestörter Furchungsablauf der sterilen Furcher geltend.

In Tabelle 2 sind die Auszählungen von 15 *Pisania*-Eikapseln nach diploiden Furchern der Typen 4 und 5 zusammengestellt. Als wesentlichstes Ergebnis geht aus den Zahlen hervor, dass sterile und fertile Zygoten in jeder Kapsel in grössenordnungsmässig

Tabelle 2.

Sterile und fertile Zygoten in 15 Eikapseln von Pisania maculosa.

Kapsel-Nr.	Eizahl total	Diploide Furcher total	Sterile (Typ 4)	Fertile (Typ 5)
5	403	15	7	8
9	258	12	7	5
10	283	15	9	6
12	294	12	5	7
24	321	8	4	4
26	359	16	9	7
27	334	6	2	4
28	310	18	11	7
41	413	27	20	7
55	543	6	2	4
57	745	18	8	10
70	211	14	8	6
74	304	11	2	9
75	396	8	4	4
76	333	4	2	2
	5507	190	100	90

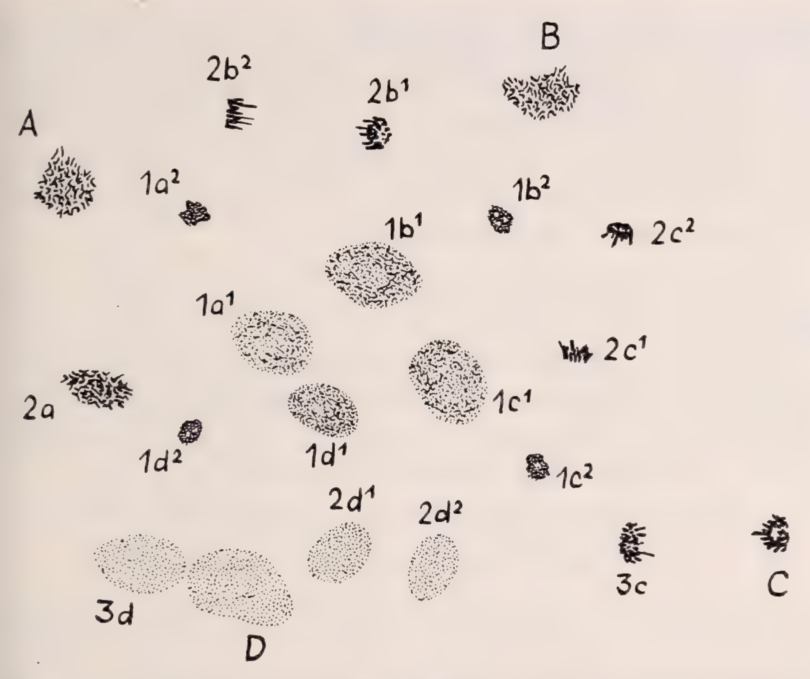


ABB. 2. – Kernkonfiguration eines Normalkeimes (Typ 5), Bildung des 3. Mikromerenquartettes. Orcein; Vergr. 450 x.

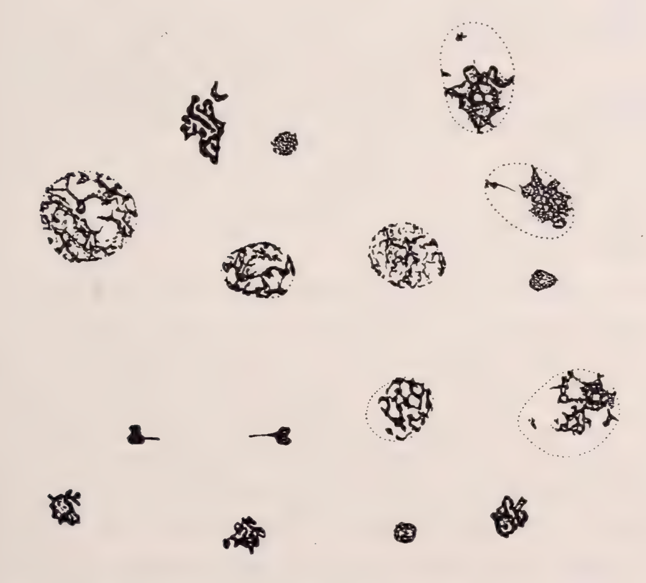


ABB. 3. – Kernkonfiguration eines sterilen Furchers (Typ 4). Orcein; Vergr. 450 x.

übereinstimmenden Mengen vorhanden sind. Dieser Umstand legt nahe, für die beiden Klassen der Zygoten ein theoretisches Verhältnis 1 : 1 anzunehmen. Soweit es das vorliegende Zahlenmaterial gestattet, ist diese Möglichkeit statistisch zu rechtfertigen. Die Prüfungen lassen den Schluss zu, dass sterile und fertile Furcher im numerischen Verhältnis 1 : 1 stehen und somit Semisterilität der zygotischen Kombinationen gilt.

Diskussion.

Aus den dargelegten Befunden wird gefolgert, dass ein genetisches Determinationsprinzip das Entwicklungsschicksal der Eier bestimmt. Ein genetisches System wird bei *Pisania* vor allem durch zwei Tatsachen wahrscheinlich gemacht:

1. Die Koexistenz gametisch- und zygotisch-letaler Eier.
2. Die Semisterilität der zygotischen Kombinationen.

Eine detaillierte Bestimmung des Determinationsmechanismus lässt sich nicht zu. Hingegen darf in Uebereinstimmung mit Ergebnissen an andern Prosobranchier-Arten gefolgert werden, dass die Determination der Nähreier mit der Gametensegregation kausal zusammenhängt.

Auf dieser Grundlage wird die zygotische Semisterilität einer naheliegenden Deutung zugänglich. Eine Segregationserscheinung setzt Heterozygotie der betreffenden Individuen voraus. Das Verhältnis der Semisterilität der Zygoten erinnert seinerseits stark an einen Eliminationsmechanismus für homozygote Gametenkombinationen, wie er zur Stabilisation einer heterozygoten Konstitution erforderlich ist.

Vielleicht ist in demselben Zusammenhang auch für die Polyspermie eine Erklärung zu finden. Polysperme Besamung wurde häufig bei interspezifischer oder heterogener Hybridisation beobachtet. Bei normalerweise monospermem Verhalten kann sich die Unvereinbarkeit von Gameten verschiedener Arten als Polyspermie wie auch als Besamungsausfall äussern, worin jeweils der Ausfall einer spezifischen Besamungsreaktion der Eier zum Ausdruck gelangt. Analoge Erscheinungen, hier aber zwischen Gameten derselben Art, treten an den Nähreiern von *Pisania* und *Fasciolaria* auf. Unvereinbarkeit von Geschlechtszellen erweist sich bereits in

den Eiern vom Typ 4. Es liegt damit nahe, auch die Erscheinungen der Polyspermie und des Besamungsausfalles auf verschiedene Potenzen vor allem der Spermien zurückzuführen und diese mit der Gametensegregation in Zusammenhang zu bringen.

LITERATUR

1930. Ankel, W. E. *Ueber Vorkommen und Bedeutung zwittriger Geschlechtszellen bei Prosobranchiern.* Biol. Zbl., 50.

1906. Glaser, O. C. *Ueber den Kannibalismus bei Fasciolaria tulipa und deren larvale Exkretionsorgane.* Z. wiss. Zool., 80.

1925. Hyman, O. W. *Natural partial fertilization in Fasciolaria tulipa.* J. of Morph., 41.

1927. Portmann, A. *Die Nähreierbildung durch atypische Spermien bei Buccinum undatum L.* Z. Zellf. mikr. Anat., 5.

1930. —— *Die Entstehung der Nähreicr bei Purpura lapillus durch atypische Befruchtung.* Z. Zellf. mikr. Anat., 12.

No 15. **A. Rötheli** und **H. Roth**, Bern. — Elektronenoptische Untersuchungen an Salmonidenspermien. (Mit 3 Textabbildungen.)

Aus dem zoologischen Institut der Universität Bern, zoophysiologische Abteilung und der kantonalen Fischzuchtanstalt Eichholz bei Bern.

Nachdem wir kürzlich bereits an anderer Stelle[1] einige Beobachtungen über die Struktur von Fischspermien, insbesondere des Hechtspermiums, mitgeteilt haben, soll hier speziell über die Struktur von Salmonidenspermien berichtet werden.

Die Untersuchungen wurden bei folgenden Forellen- und Felchenrassen durchgeführt:

a) Flussforelle (Salmo trutta L. f. fario);
b) Seeforelle (Salmo trutta L. f. lacustris);
c) Thunersee-Balchen (Coregonus schinzii Fat.)
d) Thunersee-Albock (Coregonus wartmanni Bloch);
e) Bielersee-Pfärrit (Coregonus wartmanni Bloch).

[1] A. Rötheli, H. Roth und F. Medem, Exp. Cell Research 1 (1950), vgl. dort auch die Angaben über die Methodik.

Es handelte sich in allen Fällen um reife Spermien, welche durch Streifen der Milchner gewonnen wurden. In der Regel gelangten Spermien zur Praeparation, welche sogleich nach dem Einbringen in Wasser (zu Beginn der Bewegungsphase) fixiert worden waren. Andererseits wurden auch bereits bewegungslos gewordene Spermien in fixiertem und unfixiertem Zustand untersucht [1]. Gleichzeitig sollte die Einwirkung verschiedener Fixierungsmittel geprüft werden. Wir verwendeten Fixierungsgemische nach Zenker, Apàthy und Michaelis [2].

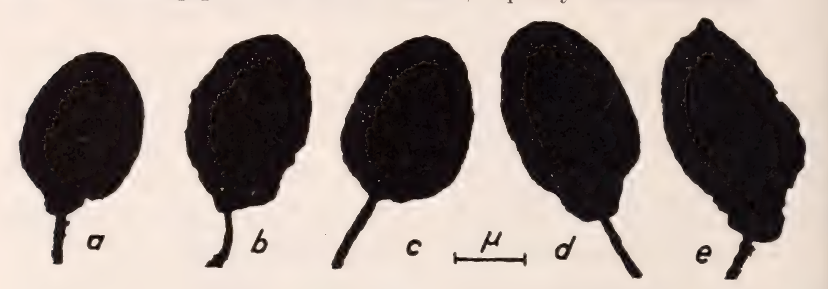


Fig. 1.

Köpfe von Salmonidenspermien (Zenker fixiert, × 10.000)
a) Flussforelle (Kopfvol: 3,424 cμ) *b*) Balchen (Kopfvol: 3,571 cμ)
c) Seeforelle (Kopfvol: 3,578 cμ) *d*) Albock (Kopfvol: 3,890 cμ)
e) Pfärrit (Kopfvol: 4,500 cμ).

Bei den mit Fixierungsgemischen nach Michaelis und Zenker behandelten Spermien erweisen sich deren Köpfe bei den einzelnen Rassen in Form und Grösse als recht konstant, wogegen dieselben in Apàthy's Gemisch in verschiedenem Grade stark aufquellen. Fig. 1 zeigt die charakteristische Kopfform der untersuchten Salmonidenspermien (nach Zenker fixiert). Anhand der Goldbeschattung (Beschattungswinkel tang $\alpha = 1/4$) kann festgestellt werden, dass der Kopfquerschnitt annähernd kreisrund ist (vgl. Fig. 3 d). Die Köpfe sind in der Reihenfolge ihrer Grösse dargestellt, deren mittleres Volumen nach der Methode der mathematischen Statistik berechnet wurde. Mit Ausnahme derjenigen der Balchen- und Seeforellenspermien erweisen sich die Kopfgrössen bei allen Rassen als gesichert voneinander verschieden.

[1] Für diese Untersuchungen stand uns das Trüb-Täuber Elektronenmikroskop der Universität Bern zur Verfügung. Die Aufnahmen wurden durch Zuwendungen aus den Arbeitsbeschaffungskrediten des Bundes ermöglicht.

[2] Fixierungsgemisch nach Zenker: 100 cc, 2,5% wäss. Kaliumbichromatlösg. + 1g Natriumsulfat + 5 g Sublimat, ohne Eisessig.

Fixierungsgemisch nach Apàthy: 6% wässr. Sublimatlösg. + 1% Osmiumsäure (1 : 1) + Spuren von Natriumjodat.

Fixierungsgemisch nach Michaelis: 100 cc wässr. konz. Pikrinsäurelösg. + 100 cc ges. wässr. Sublimatlösg. + 200 cc Aqua dest.

Den Uebergang vom Kopf zum Schwanz bildet als kleine Kalotte das Verbindungsstück, welches bei den untersuchten Felchenrassen immer deutlich sichtbar (vgl. Fig. 1), jedoch von variabler Grösse ist. Meist liegt es nicht genau in der Längsachse am hinteren Kopfende, sondern etwas seitlich davon. Bei den beiden Forellenrassen ist das Verbindungsstück nur sehr klein und konnte oft überhaupt nicht festgestellt werden.

Nach Zenker-Fixierung weisen die Spermienschwänze aller untersuchten Salmonidenrassen eine Dicke von 0,11—0,13 μ auf; ihre Länge beträgt 35—45 μ. Unfixierte Spermienschwänze splittern beim Eintrocknen meistens in Elementarfibrillen auf, deren Anzahl auffallenderweise bei der Forelle wie beim Hecht [1] 11 beträgt. Sowohl diese Zahl, als auch die bei allen von uns untersuchten Teleosteern festgestellte Dicke der Fibrillen von 300—350 A° stimmt mit den Angaben von JAKUS und HALL [2] über die Spermien zahlreicher anderer Tiere und auch die Zilien der Paramaecien überein. Bei Fluss- und Seeforelle, sowie beim Balchen weist der Schwanz einen Endfaden auf, welcher aus zwei Fibrillen besteht, die 3,5—3,7 μ länger sind als die übrigen (vgl. Fig. 2a).

Während beim Spermium des Hechtes der Schwanz einen durchgehenden Plasmasaum besitzt [3], ist bei den Salmoniden die plasmatische Komponente auf einige Stellen beschränkt (vgl. Fig. 2). In Anlehnung an STRASSBURGER [4] und MERTON [5] bezeichnen wir diese plasmatischen Gebilde in der Folge als Kinoplasma-Bläschen (s. w. u.). Sie sind bei den Salmoniden von einem sehr dünnen Häutchen umgeben, dessen Dicke nach der Fixierung 50—100 A° beträgt. Nach Zenker-Fixierung erscheint dieses Häutchen häufig geplatzt und liegt nach dem Eintrocknen neben dem Spermienschwanz (Fig. 3 a und c). Bei Fixierung nach Apàthy bleiben die Häutchen besonders gut erhalten (vermutlich etwas aufgequollen) und zeigen an Stellen, wo der Schwanz gerade ist, eine elliptische Form (Fig. 2 b). Am schlechtesten konserviert sie die Fixierung nach Michaelis (Fig. 2 e und 3 e) und an unfixiertem Material fehlen sie vollständig (Fig. 3 g).

---

[1] Vgl. A. RÖTHELI, H. ROTH und F. MEDEM, *l. c.* Neuerdings wurde auch beim Flussbarsch *(Perca fluviatilis)* und der Trüsche *(Lota vulgaris* die gleiche Zahl festgestellt (RÖTHELI unveröff.).

[2] M. A. JAKUS und C. E. HALL, Biol. Bull. 91 (1946).

[3] A. RÖTHELI, H. ROTH und F. MEDEM, *l. c.*

[4] STRASSBURGER, Histologische Beiträge, 1892-1900.

[5] H. MERTON, Z. Zellforsch. 1 (1924).

Der plasmatische Inhalt der Bläschen zeigt, wie aus Fig. 3 b ersichtlich ist, eine deutlich netzartige Struktur, wie sie z. B. von Lehmann und Biss [1] beim Ei des Tubifex festgestellt worden ist.

Es ist besonders bei Spermien, welche nach Zenker und Apàthy fixiert wurden, deutlich sichtbar, dass auf der Innenseite jeder starken Biegung des Schwanzes ein Kinoplasma-Bläschen liegt. An diesen Stellen ist in den Bläschen ein Faden zu sehen, welcher als Sehne des vom Schwanz gebildeten Bogens erscheint. Nach unserer Vermutung handelt es sich hier um ein kontraktiles Element. Der Faden weist eine Querstruktur auf, indem dickere und für Elektronen undurchlässige Abschnitte von 0,3—0,5 μ Länge mit dünneren Abschnitten von 0,1—0,2 μ Länge abwechseln. Wie aus Fig. 3 a hervorgeht, ist der Faden auch in geraden Strecken des Schwanzes, hier diesem eng anliegend, vorhanden.

Auffallenderweise zeigen sich im vordersten Schwanzabschnitt gewöhnlich zwei kurz aufeinanderfolgende starke Krümmungen des Schwanzes mit je einem Kinoplasma-Bläschen. An 25 nach Zenker fixierten Spermien der Flussforelle haben wir die Abstände des ersten und zweiten Kinoplasmabläschens (und damit auch der ersten und zweiten Krümmung) vom Hinterende des Kopfes gemessen. Dabei haben wir statistisch festgestellt, dass sie nicht zufällig verteilt sind, sondern, dass nach $5{,}3 \pm 1{,}1$ μ häufig die erste Sehne beginnt, die einen Bogen von $3{,}1 \pm 0{,}6$ μ überspannt; darauf folgt ein Schwanzstück von $2{,}8 \pm 1{,}4$ μ Länge, das selten ein Kinoplasmabläschen aufweist und meistens gerade ist, worauf anschliessend wieder eine Strecke mit grösserer Krümmungshäufigkeit folgt. Im hinteren Schwanzabschnitt sind Zahl und Abstände der Bläschen viel weniger konstant (bei der Seeforelle schwankt die Gesamtzahl der Kinoplasmabläschen zwischen 4 und 11). Nach unserer Ansicht spricht dies dafür, dass die Bewegung des Spermienschwanzes, wenigstens im vorderen Abschnitt, nicht durch eine darüber hinwegwandernde Krümmungswelle zustande kommt, sondern dass er sich vornehmlich an bestimmten „Knickstellen" durchbiegt. Wir vermuten ausserdem, dass die Kinoplasmabläschen mit der Spermabewegung in engem Zusammenhang stehen (daneben besteht natürlich die Möglichkeit, dass auch der Achsenfaden selbst kontraktil ist).

[1] F. E. Lehmann und R. Biss, Rev. suisse Zool. 56 (1949).

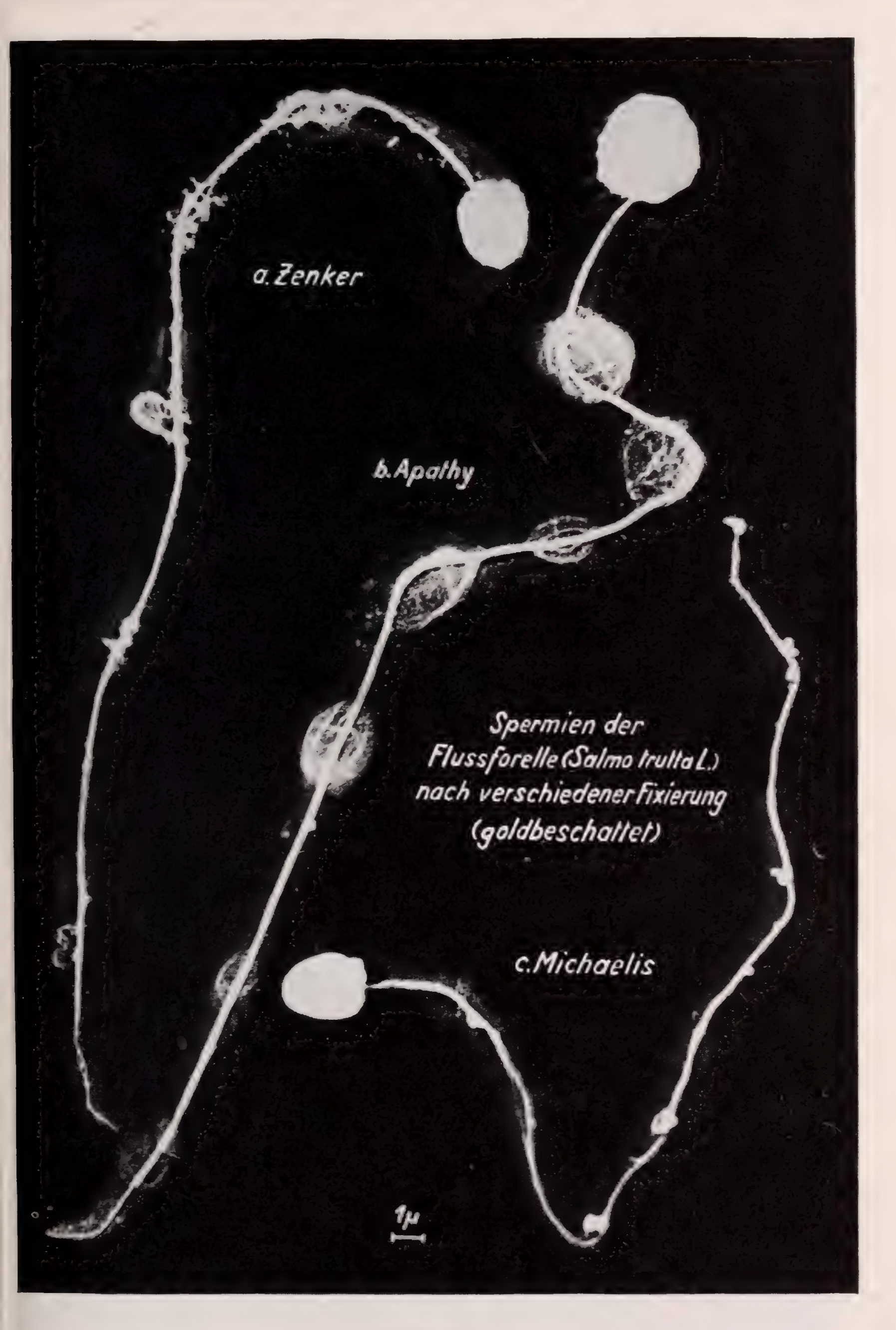

a. Zenker
b. Apathy
Spermien der
Flussforelle (Salmo trutta L.)
nach verschiedener Fixierung
(goldbeschattet)
c. Michaelis
1μ

Fig. 2.

Es scheint sich hier nicht bloss um sogenannte „Schwellbläschen" zu handeln, wie sie von KOLTZOFF [1] an Flimmerhaaren und von AWERINZEW [2] an Geisseln von Flagellaten beobachtet wurden, wo sich die plasmatische Hülle des Fadens in ungünstigem Milieu beim Absterben zu Tropfen zusammenzieht. Vielmehr möchten wir die Kinoplasmabläschen mit den „Varikositäten" vergleichen, wie sie Merton (l. c.) an den Schwänzen lebender Spermien von Pulmonaten fand. Diese Pulmonatenspermien werden erst beweglich, wenn sie mit dem kinoplasmatischen Ueberzug, der von den Basalzellen geliefert wird, versehen sind.

Zugunsten unserer Auffassung sprechen auch die Beobachtungen von RETZIUS [3] an Spermien von Salmo salar. Er fand seitliche spindelförmige hyaline Tropfen an den Spermienschwänzen und vermutet, dass sie, wie die Hautsäume anderer Spermien, plasmatischer Herkunft seien. Gleiche Gebilde fand KNABEN [4] bei den Spermatozoen eines Kleinschmetterlings *(Tischeria)*. Nach POPA und MARZA [5] und POPA [6] weisen auch die Säugerspermien eine plasmatische Verdickung auf, welche je nach ihrer Lage am Schwanz die Bewegungsart bestimmt. Dieses Kügelchen soll als „equilibrateur" wirken.

[1] N. K. KOLTZOFF, Anat. Anz. 41 (1912).
[2] S. AWERINZEW, Zool. Anz. 31 (1906).
[3] RETZIUS, Biolog. Untersuchungen, XVIII (1914).
[4] N. KNABEN, Z. Zellforsch. 13 (1931).
[5] Gr. T. POPA u. V. MARZA, C. R. Soc. Biol. Paris, 101 (1929).
[6] Gr. T. POPA, C. R. Soc. Biol. Paris 180 (1929).

FIG. 3

a) Schwanz des Flussforellenspermiums (Zenker fixietr, goldbeschattet, × 20.000) 2 geplatzte Kinoplasmabläschen. Links im Bilde sind das Häutchen und der vermutlich kontraktile Faden deutlich sichtbar. Der Pfeil bezeichnet die Stelle wo der Faden dem Schwanz eng anliegt.

b) Flussforelle (Zenker fixiert, × 20.000) Kinoplasmabläschen ohne Haut nur Faden (Querstruktur) und plasmatischer Inhalt.

c) Seeforelle (Zenker fixiert, goldbeschattet, × 20.000) Bläschen geplatzt, Inhalt ausgeflossen, das Häutchen liegt neben dem Schwanz. Der Pfeil bezeichnet den Faden.

d) Flussforelle (Zenker fixiert, goldbeschattet, × 10.000). Der Schatten beweist den annähernd kreisrunden Querschnitt des Kopfes. Der Pfeil deutet auf die Stelle des Schattens hin aus welcher hervorgeht, dass der Schwanz unmittelbar nach seinem Austritt aus dem Kopf der Unterlage noch nicht anliegt. Hier wurden die Dickenmessungen durchgeführt.

e) Flussforelle (Pikrinsublimat fixiert, × 10.000) Schwanzstücke mit aufsitzenden Granula.

f) Albock (Nach Beweg. Ablauf, 2 min nach Einbringen in Flusswasser, Zenker fixiert, goldbeschattet, × 10.000). Der Schwanz bildet Oesen und Schlingen um den Kopf.

g) Seeforelle (Aus dest. Wasser unfixiert eingetrocknet, goldbeschattet, × 20.000). Die einzelnen Fibrillen des Schwanzes sind noch nicht deutlich voneinander getrennt. Sie scheinen in einer Masse zu liegen, die undeutliche Querstruktur zeigt.

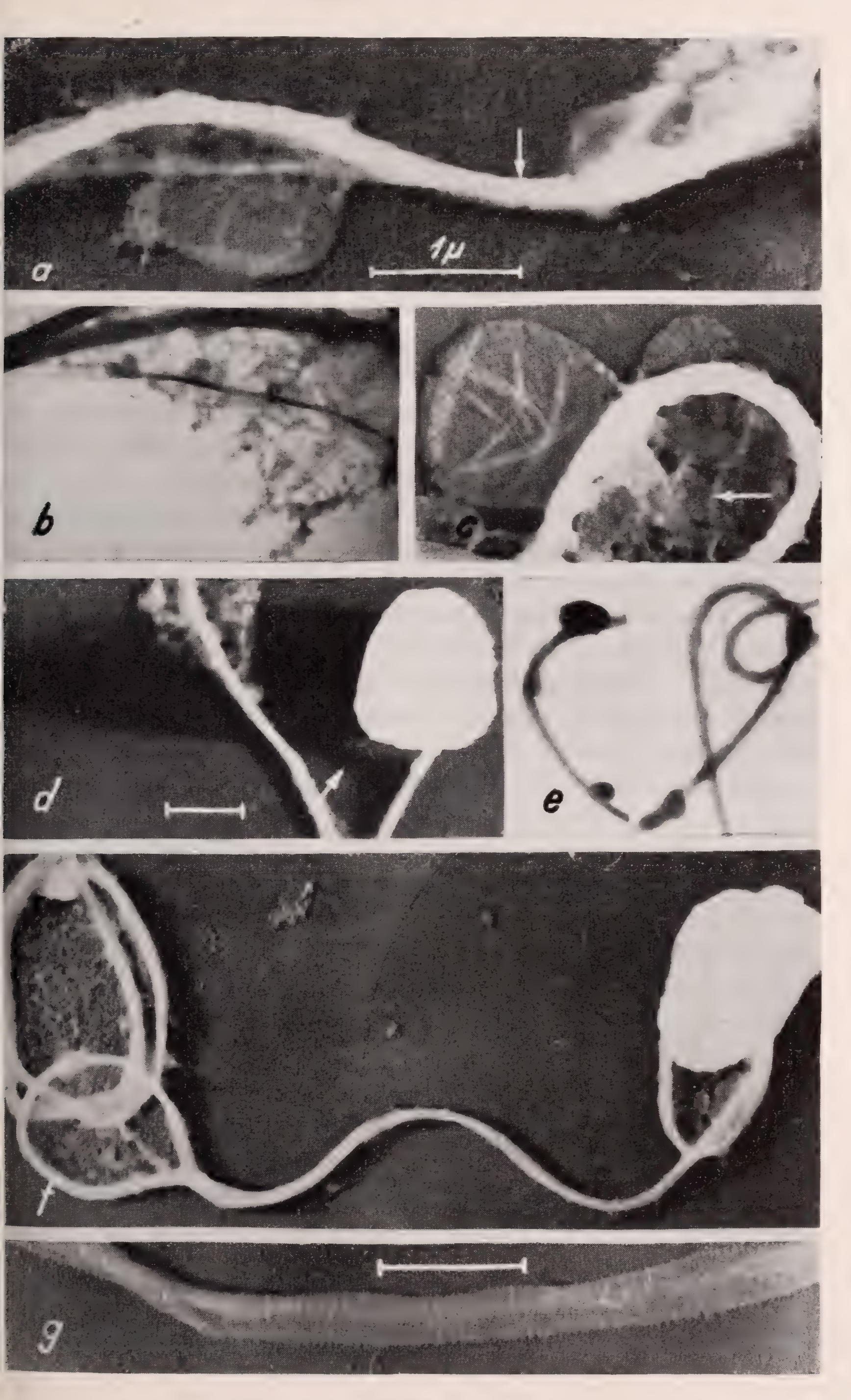


Fig. 3.

Die Bedeutung der Kinoplasmabläschen für die Bewegung der Spermien geht unseres Erachtens auch daraus hervor, dass wir sie nur an Spermatozoen finden, die während ihrer Bewegungsphase fixiert worden sind. Nach Ablauf derselben (Fig. 3 f) zeigen die Schwänze fixierter Spermien die bekannten Oesen oder bilden Schlingen, welche sich offen um den Kopf legen und weisen nur noch spärliche Reste der plasmatischen Komponente auf. Aehnlich verhalten sich Spermien, welche nach erfolgtem Bewegungslauf in Brunnenwasser oder destilliertem Wasser in unfixiertem Zustand eintrocknen. Die plasmatische Komponente ihrer Schwänze ist verschwunden und der Achsenfaden ist meist in Elementarfibrillen aufgesplittert. Fig. 3 g zeigt ein frühes Stadium der Aufsplitterung, in welchem sich die einzelnen Fibrillen noch nicht deutlich voneinander gelöst haben. Sie werden offenbar noch durch eine plasmatische Masse mit einer undeutlichen Querstruktur zusammengehalten (Periode ca. 500 A°). Das Gleiche wird von JAKUS und HALL (*l. c.*) bei Cilien von *Paramaecium* und von PITELKA [1] bei den Geisseln einiger Flagellaten beschrieben.

Nach Fixierung mit Pikrinsublimat fanden wir bei allen untersuchten Salmonidenspermien eine Anzahl (4—10) dem Schwanz anhaftende länglich eiförmige Granula (Durchmesser 0,3—0,8 μ). Diese Granula (Mitochondrien ?) sind in fixiertem Zustand stets scharf begrenzt und für Elektronen undurchlässig (Fig. 2 c und 3 e). Sie zeigen keine bestimmte Lagebeziehung zu den oben beschriebenen Kinoplasmabläschen.

[1] D. R. PITELKA, Univ. California Pub. zool., 53 (1949).

N° 16. **H. Nüesch,** Basel. — Ueber die Beziehungen zwischen Nerven und Tracheen im Schmetterlingsflügel. (Mit 2 Textabbildungen.)

(Zoologische Anstalt der Universität Basel)

Der Insektenflügel wird von mehreren Systemen von Hohlräumen und Strängen durchzogen, die in ihrer Verteilung wohl an die gleichen Bahnen gebunden sind, deren Muster aber im einzelnen etwas von einander verschieden sind. Besprechen wir sie bei den Schmetterlingen in der Reihenfolge ihres ontogenetischen Auftretens, so müssen wir ausgehen von einem kleinen Hypodermissäckchen mit freiem Lumen, wie wir es bei meinem Objekt, *Fumea casta*, am Ende des 5. Raupenstadiums finden. Die Epithelien von Ober- und Unterseite legen sich eng an einander, wobei aber von Anfang an die späteren Flügellakunen als Lücken ausgespart bleiben. Es entsteht so ein von der Flügelbasis aus sich aufteilendes System von Röhren. Diese Lakunen zeigen schon ungefähr die Anordnung der späteren Hauptadern, *Sc*, *R*, *M*, *Cu* mit *Pcu* und die schon an der Basis gegabelte *An*. In die Hohlräume dringen zunächst Tracheolen ein, gefolgt von den primären oder pupalen Tracheen, die vom Flügeltracheenstamm im Thorax auswachsen. Die beiden Epithelien schliessen sich zwischen den Tracheen gegen die Flügelbasis noch weiter zusammen, ausserdem verlängern sich die Lakunen distal entsprechend dem Vorwachsen der Tracheen; sie teilen sich weiter auf, indem die Epithelien sekundär wieder auseinanderweichen. Auf gleiche Weise entstehen die den definitiven Flügelrand markierenden Randlakunen und die Querverbindungen zwischen den Längslakunen, die späteren Queradern.

Dieses pupale Tracheensystem versorgt den Flügel in Vorpuppe und Puppe mit Luft. In der 1. Hälfte der Puppenzeit wächst von bestimmten Sprossungszonen an der Basis einzelner Primärtracheen das sekundäre oder imaginale Tracheensystem in die Flügellakunen hinein, das eine etwas andere Verteilung besitzt als

das pupale System (Abb. 1). Die Unterschiede betreffen zunächst die Endäste. Im Vorderflügel gabelt sich der imaginale M-Stamm meist nur einmal und sendet Äste in die Lakunen M_2 und M_3, während M_1 durch einen Seitenast von R_5 versorgt wird. Die

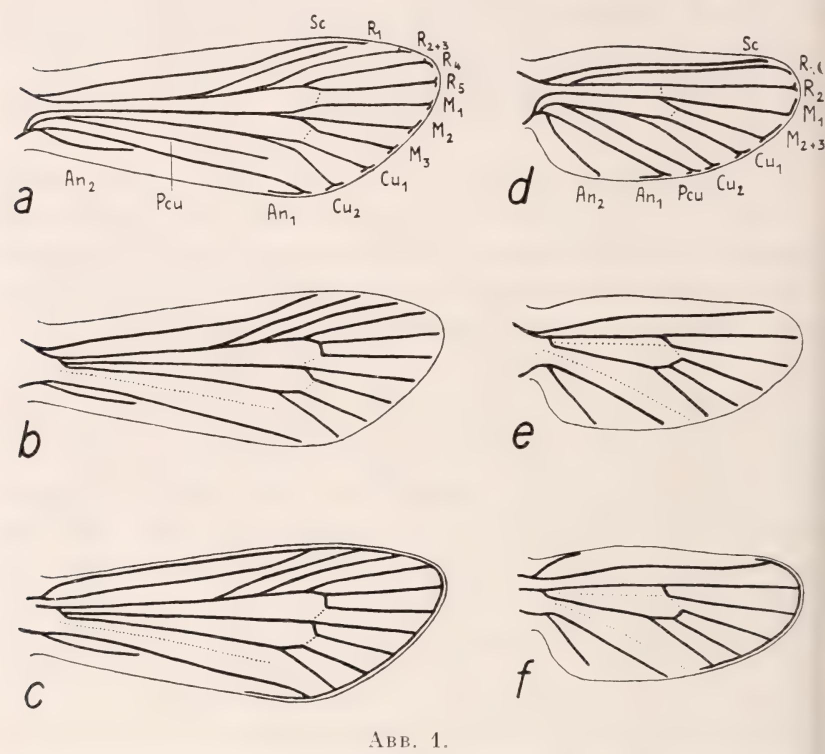


Abb. 1.

Verlauf von Tracheen und Nerven im Flügel von *Fumea casta*, Männchen. Leicht schematisiert in den Flügel der mittelalten Puppe (nach Reduktion des Randgebietes) eingezeichnet. Nicht durchzogene Lakunen durch Punkte angedeutet. Vergr. 16 ×.

a d pupale Tracheen — *a b c* Vorderflügel
b e imaginale Tracheen — *d e f* Hinterflügel
c f Nerven

Pcu-Lakune enthält in beiden Flügeln keine imaginale Trachee. Im Hinterflügel fehlt der M-Stamm; die Lakunen M_1 und M_{2+3} werden durch die Querlakunen von den Nachbartracheen versorgt, indem M_1 eine Trachee von R_2, M_{2+3} von Cu_1 aus erhält. Die Sc-Lakune enthält häufig nur eine imaginale Trachee, oft aber auch noch einen Ast von R her. Auch an der Basis des Flügels

bestehen Unterschiede. Beim Ausstülpen der Flügelanlage in der Vorpuppe reisst der Flügeltracheenstamm; dadurch entstehen eine vordere und eine hintere Gruppe von Flügeltracheen. Die *Sc*- und die *R*-Tracheen des pupalen Systems schliessen an das vordere Stammende an, *M*, *Cu* und *An* an das hintere. Im imaginalen System gehören nun auch *M* und *Cu* zur vorderen Gruppe, nur *An* schliesst an das hintere Stammende an.

Schliesslich entsteht in der 2. Hälfte der Puppenzeit das eigentliche Geäder, indem besonders auf der Unterseite des Flügels bei einzelnen Lakunen starke Chitinleisten gebildet werden, vor allem bei *Sc* und *Cu*. Diese Chitinisierung erfolgt wieder in einem eigenen Muster, das sich wohl im Verlauf streng an vorhandene Lakunen hält, im einzelnen aber sehr starke Unterschiede in der Aderstärke zeigt. Beim *M*-Stamm fehlt die Aderleistenbildung überhaupt, im Vorderflügel auch bei *Pcu* (vgl. NÜESCH 1947, Abb. 2).

Es erhebt sich nun die Frage, ob und wie diese Systeme von einander abhängen. Ein genauer Vergleich der Variation der pupalen Tracheen und der Lakunen führte HENKE (1933) und besonders KÖHLER (1940) zum Ergebnis, dass die beiden Systeme von einander unabhängig sind. Lakunen können auch ohne Tracheen entstehen. Auch die beiden Tracheensysteme sind in ihrer Verteilung ohne gegenseitige Beeinflussung; das imaginale System wächst in neuer Verteilung neben dem pupalen in dieselben Lakunen ein. Schliesslich ist auch die eigentliche Aderbildung unabhängig von den Lakunen in dem Sinn, dass der Verlauf der Adern zwar an die Lakunen gebunden ist, die Stärke der Chitinisierung aber auch bei Lakunen sehr verschieden ist, die sich in der jungen Puppe völlig gleichen. Ebenso ist die Variation der Tracheen, wie sie für das pupale System besonders KÖHLER untersuchte, ohne Einfluss auf die Ausbildung der Adern.

Die Untersuchung der Flügel der Psychide *Fumea casta* zeigte nun, dass zwei Systeme völlig parallel verlaufen, nämlich die imaginalen Tracheen und die Nerven. Die Sinnesorgane des Flügels (Sinneskuppeln basal, auf den Adern und unterseits an den Aderenden; Sinnesschuppen) werden durch einen Nerven innerviert, der sich an der Flügelbasis in drei Aeste teilt (Abb. 1 c, f). Der 1. Ast zieht in die Vorderrandlakune und *Sc*, der 2. gabelt sich in Äste für *R*, *M* und *Cu*, der 3. versorgt die beiden *An*-Adern.

Wie ein Vergleich von Abbildung 1 b mit 1 c, 1 e mit 1 f zeigt, gleicht der Verlauf genau der Verteilung der Imaginaltracheen.

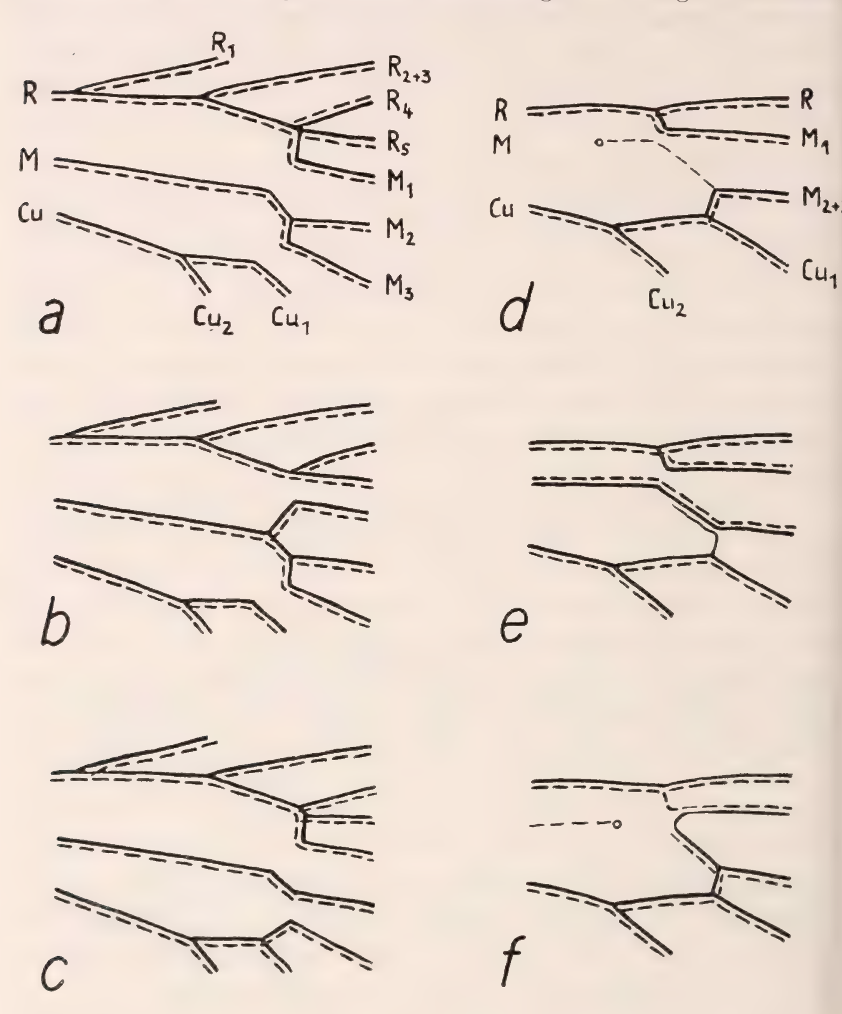


ABB. 2.

Variation des Verlaufs der imaginalen Tracheen und Nerven im Gebiet der Queradern des Imagoflügels. Vergr. 19 ×.

══════ imaginale Tracheen — — — Nerven

a b c Vorderflügel *a d* häufigstes Verhalten
d e f Hinterflügel *b c e f* Varianten

Im Vorderflügel schliesst sich wieder M_1 an R_5 an, in beiden Flügeln fehlen in *Pcu* Trachee und Nerv. Im Hinterflügel fehlt der *M*-Stamm, die M-${}_1$Lakune erhält ihren Nervenast von *R* her,

M_{2+3} vom *Cu*-Nerv her. An der Flügelbasis besteht insofern eine Parallele, als die *M*- und *Cu*-Nervenäste an den gleichen Hauptast anschliessen wie *R*, und nur An_1 und An_2 vom 3. Ast versorgt werden. Der einzige Unterschied betrifft den Nerven in der Randlakune, dem keine Trachee folgt. Das ist besonders auffällig im Vorderflügel.

Dieser parallele Verlauf zeigt sich vor allem deutlich auch im gleichsinnigen Variieren (Abb. 2). Die Abbildung 1 und Abbildung 2 a und d zeigen die häufigste Verteilung. Gelegentlich stellt die imaginale M_1-Trachee des Vorderflügels einen Ast des *M*-Stammes dar, nicht einen Seitenzweig von R_5 (Abb. 2 b). Immer wird in solchen Fällen die Trachee auch vom entsprechenden Nervenast begleitet. In einem Vorderflügel wird M_3 von *Cu* aus versorgt (Abb. 2 c); auch hier besteht gleicher Verlauf von Nerv und Imaginaltrachee. Bei einem Hinterflügel besitzt der *M*-Stamm eine Imaginaltrachee und einen Nervenast, die beide ungeteilt in die M_{2+3}-Lakune ziehen (Abb. 2 e). Der Ast der *Cu*-Trachee, der normalerweise in diese *M*-Lakune führt, liegt als kurzer Ast in dem *m-cu*-Querlakune.

Die auf dem *M*-Stamm liegende Sinneskuppel wird meist durch einen feinen Nervenast des *Cu* versorgt (Abb. 2 d). Nur in einem Flügel zieht von der Basis her eine feine Nervenfaser bis zu dieser Sinneskuppel, ohne aber in Verbindung mit dem Endastnerven zu treten. Im gleichen Flügel ist die M_1-Trachee ein Ast des *Cu*, der Nerv aber scheint von *R* her zu kommen. Es liess sich leider nicht sicher entscheiden (s. u.), ob der Trachee auch ein feiner Nervenast von *Cu* her folgt. Dieser Flügel ist die einzige Ausnahme gegen die strenge Parallele zwischen Nerv und imaginaler Trachee, die bis jetzt gefunden wurde.

Der gleiche Verlauf von Nerven und imaginalen Tracheen liess an eine gegenseitige Abhängigkeit im Vorwachsen denken, etwa derart, dass die Nerven den Tracheen entlang in den Flügel vorwachsen, oder auch umgekehrt die Tracheen den Nerven folgen. Eine solche Abhängigkeit kann schlüssig nur durch das Experiment bewiesen werden. Einen ersten Hinweis darauf, welches der beiden Systeme die Führung haben könnte, ergibt sich aber durch die Entwicklungsgeschichte.

Die Imaginaltracheen wachsen bei *Fumea* vom 3.—7. Tag der Puppenruhe von basalen Sprossungszonen in den Flügel ein. Schon

im zwei Tage alten Flügel führen aber feine Nervenäste bis in die Endlakunen hinein. Diese Nerven zeigen schon den definitiven Verlauf wie im imaginalen Flügel. Bei frisch geschlüpften Puppen konnten Nerven bis an die Queradern verfolgt werden. Ob feinste Ästchen schon jetzt weiter bis an die Peripherie führen, kann noch nicht entschieden werden. [1] Die bisherigen Untersuchungen wurden an ungefärbten Totalpräparaten mit dem Phasenkontrast und an Heidenhain-gefärbten Schnittpräparaten durchgeführt. Ohne spezielle Nervenfärbung lassen sich nur die dickeren Nervenäste gut verfolgen, wie sie im Imagoflügel und in etwas älteren Puppenstadien vorhanden sind, nicht sicher dagegen die feinen Äste der Flügel der Vorpuppe und frischgeschlüpften Puppe und die feinsten Verzweigungen in den Endästen.

Der gleiche Verlauf und diese Tatsachen der Entwicklungsgeschichte führen zur Arbeitshypothese, dass die Verteilung der Imaginaltracheen im Flügel dadurch zustandekommt, dass diese Tracheen im Vorwachsen den schon vorhandenen Nervenästen als Leitsträngen folgen. Welcher Art im einzelnen die Beziehungen zwischen Nerven und Tracheen sind, kann natürlich noch nicht gesagt werden. Sie sollen zunächst durch das Studium des Tracheenverlaufes nach operativer Entfernung der Nerven näher untersucht werden.

Diese Beobachtungen gingen aus von Untersuchungen über die Entstehung des Sexualdimorphismus der Psychidenflügel. Es mag deshalb noch erwähnt werden, dass die Nerven der stark reduzierten weiblichen Flügel schon in der jungen Puppe (vor dem Abbau) sehr viel schwächer entwickelt sind als im männlichen Normalflügel.

LITERATUR

1933. Henke, K. *Untersuchungen an Philosamia cynthia Drury zur Entwicklungsphysiologie des Zeichnungsmusters auf dem Schmetterlingsflügel.* Roux' Arch. Entw. Mech. 128, 15-107

1940. Köhler, W. *Erbliche Ausfallerscheinungen und Regulationen am pupalen Flügeltracheensystem von Ephestia kühniella Zeller* Biol. Zbl. 60, 348-367.

[1] Damit kann auch die Frage nach der Art der Nervenversorgung (zentripetales Wachstum von den Sinneszellen auf der Flügelspreite aus oder Vorwachsen aus den Ganglien nach der Peripherie) noch nicht beantwortet werden

1947. NÜESCH, H. *Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Flügelreduktion bei Fumea casta und Solenobia triquetrella (Lep.) und Deutung der Solenobia-Intersexen.* Archiv Julius Klaus-Stiftung 22, 221-293.

No 17. **P. Steinmann,** Aarau. — Ein neues System der mitteleuropäischen Coregonen. (Mit 2 Textabbildungen.)

Es ist zweifellos noch niemandem gelungen, einen Coregonen, dessen Fundort nicht bekannt war, auf Grund der bestehenden Tabellen und Diagnosen zuverlässig zu bestimmen. Immer fragt man zuerst nach dem Fundort und nach dem in der dortigen Gegend üblichen Trivialnamen. Dann zieht man die Listen von FATIO zu Rate, sieht im Werk von VOGT-HOFER nach oder im entsprechenden, von E. WAGLER verfassten Abschnitt des Handbuches für Binnenfischerei, um den Fisch seinen „wissenschaftlichen" Namen zu geben. Neuerdings haben die Herren DOTTRENS und QUARTIER zwar eine Formel aufgestellt, die auch bei einem Vorhandensein von nur wenig Exemplaren eine sichere Unterscheidung der „Bondelles" und der „Palées" ermöglichen soll. Ich habe diese Formel auch auf Coregonen anderer Seen anzuwenden versucht und bin durchaus darin bestärkt worden, dass es keine Formel geben kann, viel weniger noch eine in der Praxis brauchbare Bestimmungstabelle, mit der man die Formenmannigfaltigkeit des Felchengeschlechtes irgendwie meistern könnte.

Meine seit 15 Jahren durchgeführten, alle schweizerischen und einen grösseren Teil der ausländischen Coregonengewässer des Alpengebietes umfassenden Studien, die meiner jetzt im Druck befindlichen Coregonenmonographie zu Grunde liegen, haben mich veranlasst, alle Formen in eine einzige polytypische Spezies zusammen zu fassen, die ich mit dem alten Linné'schen Namen *Coregonus lavaretus* L. bezeichne.

Für die Einheitsspezies spricht nicht nur die ungemein viel-

seitige Variabilität, die nirgends scharfe Grenzen zwischen den Typen hervortreten lässt, sondern auch das Ergebnis neuer experimenteller Untersuchungen. So hat Dr. GUBLER umfangreiche serumdiagnostische Untersuchungen an einem von mir sorgfältig ausgesuchten typischen Material durchgeführt. Es zeigte sich, dass auch die extremsten Typen wie Kilch und Gangfisch sich in ihrem Eiweisscharakter derart nahestehen, dass serologisch nichts zu differenzieren ist. Auch das bisherige Ergebnis von Kreuzungsversuchungen zwischen extremen Varianten spricht gegen eine Artverschiedenheit der Coregonusformen. Nicht nur die Befruchtung der Eier geht glatt vor sich. Auch bei der Aufzucht der Nachkommenschaft ergab sich ein sehr geringer Abgang und wenn nicht alle Zeichen trügen, werden die nunmehr zweijährigen Bastarde sich normal weiterentwickeln. Auch dies spricht für eine verhältnismässig enge Verwandtschaft.

Immerhin zeigen die einzelnen Populationen des *Coregonus lavaretus* in den verschiedenen Seengruppen gewisse Besonderheiten, sodass es möglich wird, durch Variationsstatistik und zuverlässige Mittelwertsbestimmungen zu zeigen, dass verschiedene Regionen unseres Gebietes und innerhalb der Regionen auch die verschiedenen Biotope besondere Typen beherbergen, die zwar selten scharf gegen einander abzutrennen sind, deren Eigentümlichkeiten aber immerhin verschiedene Genkombinationen zu Grunde liegen müssen, sodass man von lokalen und oekologischen Varietäten sprechen muss.

Wer ein solches Material systematisch auswerten und taxonomisch festhalten will, dem drängen sich eine Reihe von Beobachtungen und Gedanken auf, die wir hier kurz andeuten wollen, bevor wir daran gehen, unseren Vorschlag für eine neue Systematik zu entwickeln.

1. Die von früheren Autoren angegebenen Variationsgrenzen, die sich auf die Untersuchung weniger Museumsexemplare zu stützen pflegten, erweisen sich als viel zu eng. Die Variationsbreiten sind umso grösser, je mehr Material man bearbeitet.

2. In vielen Seen gelingt es besten Falls, gewisse Charakterformen zu typisieren. Eine andere Frage ist dann, ob die an Ort und Stelle gefangenen Felchen sich alle oder auch nur mehrheitlich in das geschaffene Schema einpassen lassen.

3. Wenn auch innerhalb einer Seenregion bestimmte Typen abgegrenzt werden können, so erweist sich eine Uebertragung der gefundenen Normen auf andere Regionen und deren Populationen als ein schweres, ja aussichtsloses Beginnen.

4. Es hat sich herausgestellt, dass die Isolierung der Coregonenstämme in einzelne Regionen bis in die Neuzeit nicht in dem Masse vollkommen war, wie man früher annahm. Wir kennen sogar heute noch W a n d e r c o r e g o n e n, die nach Art der sibirischen Anadromen Flüsse und Ströme als Wege benützen, um vom einen zum andern See zu gelangen. Der „Weissfelchen" des Bodensees gehört hieher, wie auch der „Bratfisch" des Zürichsees, der „Albock" des Thunersees und die „Palée" des Neuenburgersees. Ich habe in einer Arbeit von 1948 diesen Typus („Oekotypus") als „*primigenius*" bezeichnet. Er zeigt morphologisch mittlere Charaktere. Ich halte ihn für den Nachkommen des „Urfelchens", der in der ausgehenden Eiszeit zu uns gelangt sein mag. Der *Primigenius* zeigt erhebliche Variationsbreiten. Seine Populationen dürften bereits ein polyhybrides Gemisch gewesen sein, wobei wir offen lassen wollen, ob er sich schon in seiner Urheimat oder erst auf seinem Wege in unser Land mit verwandten Arten gekreuzt habe oder ob sein polyhybrides Verhalten auf Mutationen zurückzuführen ist. Diese beiden Möglichkeiten schliessen sich ja nicht aus.

5. Neben den *Primigenius*populationen finden wir nun Populationen, die aus geographischen Gründen seit sehr langer Zeit s t a t i o n ä r geworden sind, weil ihre Wohngewässer von andern Arealen abgetrennt sind.

6. Wir bezeichnen die Bewohnerschaft eines isolierten Areals als eine „ N a t i o n " und benennen die einzelnen Nationen nach den von ihnen bewohnten Seegebieten (s. Abb. 1).

Vergleichen wir nun die Mitglieder ein und derselben Region mit einander und die Angehörigen verschiedener Nationen unter sich, so fallen uns gewisse Aehnlichkeiten und Verschiedenheiten ins Auge, die einer sorgfältigen Analyse bedürfen. Zunächst giebt es ganz sicher „nationale Unterschiede", von denen anzunehmen ist, dass sie auf geographischer Isolation beruhen, dass sie die Bedeutung von eigentlichen „Lokalvariationen" aufweisen. Vergleichen wir z. B. den sog. Edelfisch des Vierwaldstättersees mit

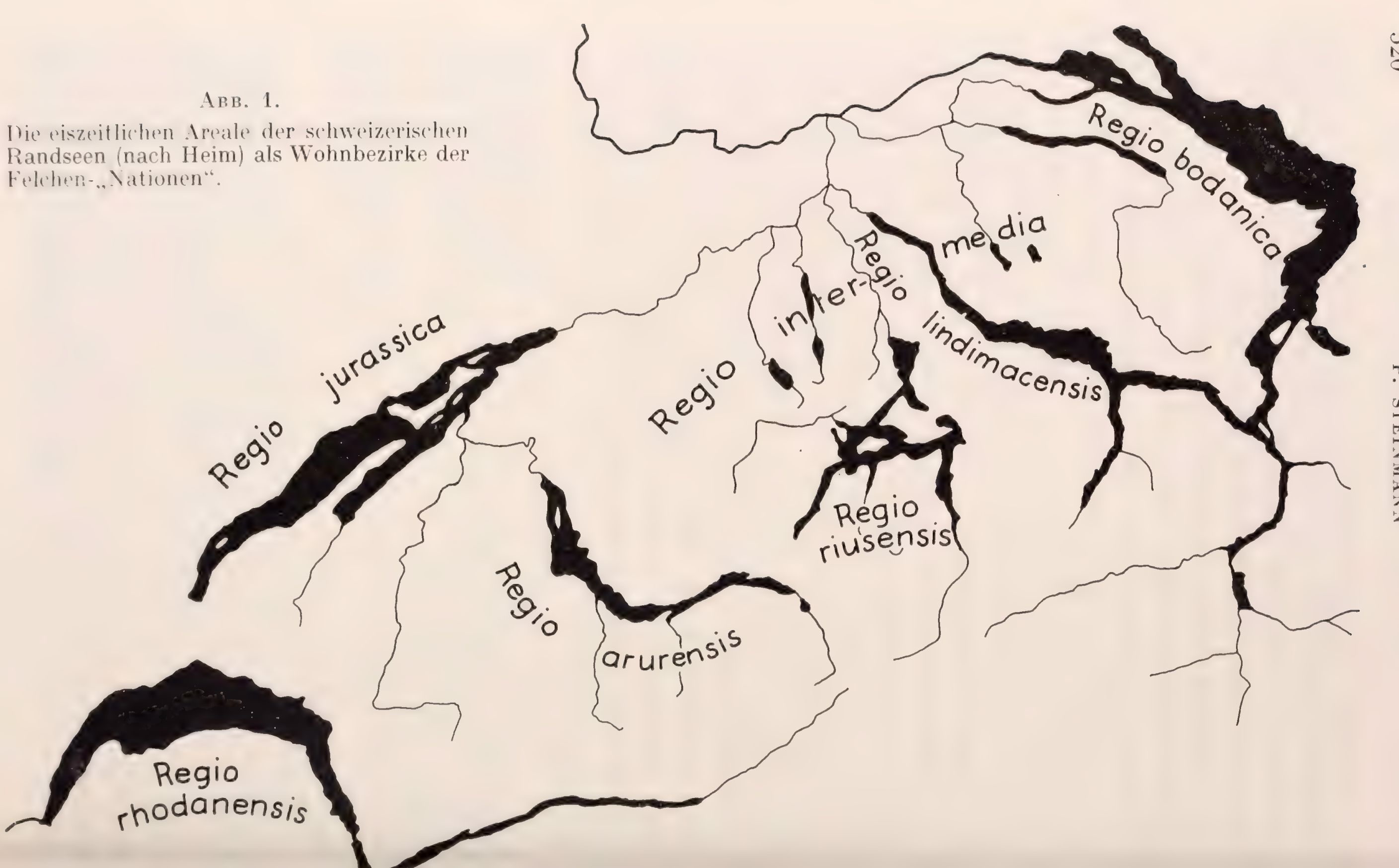


Abb. 1.
Die eiszeitlichen Areale der schweizerischen Randseen (nach Heim) als Wohnbezirke der Felchen-„Nationen“.

dem Blaufelchen des Bodensees, so ist es nicht schwer, bestimmte Unterschiede anzugeben, obschon beide Typen als „Schwebfelchen" auch eine Anzahl gemeinsamer Merkmale zeigen. Der Edelfisch ist Sommerlaicher und legt seine Eier in den grossen Tiefen des Wohngewässers ab. Umgekehrt ist der Blaufelchen Winterlaicher, dessen Fortpflanzung sich in den Oberflächenschichten des Sees weit ab vom Ufer vollzieht. In der Struktur des Kiemensfilters, insbesondere in der Anordnung der Knorpelstützen der Reusendornen zeigen die beiden Formen gewisse Unterschiede. Dazu kommen auch Unterschiede der Färbung.

Das Gleiche gilt in noch höherem Masse von den Tiefencoregonen, die in der Seentiefe ausharren. Wir nennen den Kilch des Bodensees, das Tiefenalbeli des Vierwaldstättersees und den Kropfer des Thunersees. Alle drei sind sie zwar durch auffallend grosse Augen, durch grosse Schuppen und durch unterständiges Maul gekennzeichnet. Sie unterscheiden sich aber beträchtlich im Bau ihrer Kiemenfilter, sowohl was die Zahl der Zähne als auch was deren Feinstruktur und Sekundärbezahnung betrifft. Beispiele dieser Art können noch mehrfach angeführt werden. Im Allgemeinen zeigen sich zwischen den Angehörigen einer Nation in der Kiemenreusenstruktur gewisse Uebereinstimmungen, die als Charakteristika der Nationen angesehen werden dürfen.

7. Sehen wir von diesen Unterschieden der Nationen ab, so fallen uns andere Unterschiede zwischen den Populationen eines Areals auf. Die Schwebfelchen, Uferfelchen, Tiefenfelchen und Zwergfelchen, die nicht selten in ein und demselben See neben einander auftreten, sind in Gestalt und Färbung, wie auch in der Gestaltung des Kiemenreusenapparates oft verschieden. Wir führen, um diese Unterschiede zu kennzeichnen, den Namen „Oekotypus" ein.

Für einen Oekotypus ist bezeichnend, dass er seinem Biotop „angepasst" erscheint. Die schlanke Gestalt des Schwebfelchens (Oekotypus *pelagicus*) und dessen engmaschiges Kiemenfilter entsprechen der Lebensweise in der Freiwasserzone; die grossen Augen des Tiefenfelchens (Oekotypus *profundus*) und die unterständige, für die Aufnahme von Bodennahrung geeignete Mundspalte entsprechen dem Leben in der lichtlosen, von Asellen, Niphargen und Tiefseechironomiden belebten Seetiefe. Im Allgemeinen ist die

Verschiedenheit der Oekotypen umso grösser, je schärfer die einzelnen Biotope eines Gewässers ausgeprägt sind. Kleinere Seen von geringer Tiefe beherbergen meist nur einen einzigen Oekotyp.

Die Merkmale des Oekotypus sind zum Teil umweltbedingt, doch nur zum Teil. Manches ist auch genotypisch festgelegt. So sind z. B. die Kiemenreusen und das Merkmal der „Frühreife", das den Oekotypus *nanus* gekennzeichnet, hereditär. Wir konnten dies durch eine fünfjährige Zucht zweier verschiedener Oekotypen unter streng gleichen Aussenbedingungen nachweisen. Beide Oekotypen behielten ihre Sondereigenschaften bei.

Wie müssen wir uns nun die Entstehung der Oekotypen denken ? Sind sie alle auf besondere Urfelchen, d. h. ursprüngliche Einwanderer zurückzuführen, wie dies z. B. Wagler annimmt ? Oder sind sie alle in ihren Biotopen autochthon entstanden ? Wir halten das letztere aus verschiedenen Gründen für zutreffend und werden unsere Auffassung in unserer Monographie genau begründen. Hier sei nur ein einzelnes Argument angeführt, das unseres Erachtens entscheidend ist. Wären die Oekotypen, z. B. die Schwebfelchen einerseits und die Tiefenfelchen andrerseits schon im Urfelchenstadium ihrer besonderen Umwelt angepasst gewesen, so wäre es schwer zu verstehen, was sie in der jedenfalls Jahrtausende währenden Periode ihres Wanderlebens mit diesen Sondermerkmalen angefangen hätten. Es ist kaum denkbar, dass ein ursprünglich in der Tiefe des Meeres heimischer grossäugiger Coregone während seiner Wanderjahre seine Merkmale beibehalten hätte und dass er dann nach seinem Sesshaftwerden wieder im See zum Tiefseeleben überging. Noch schwieriger scheint mir etwa die Annahme einer präadaptiven Anpassung vor dem Sesshaftwerden.

So kommen wir denn zu der Anschauung, dass die Oekotypen der einzelnen Regionen autochthon entstanden sind und dass die unzweifelhaften Aehnlichkeiten, die zwischen den Oekotypen der einzelnen Nationen bestehen, nicht auf unmittelbare Verwandtschaft, sondern auf konvergenter Entwicklung beruhen müssen.

Wir lassen sich nun diese Tatbestände in einer neuen Systematik zum Ausdruck bringen ?

Wir haben versucht, die Verwandtschaftsbeziehungen der intraspezifischen Einheiten des *Coregonus lavaretus* L. in einer einfachen, der Praxis angemessenen Weise zu gruppieren.

Unsere Abbildung Nr. 1 zeigt die von den „Nationen“ bewohnten Regionen, d. h. die am Ende der Eiszeit nach ALB. HEIM vorhandenen Seendistrikte.

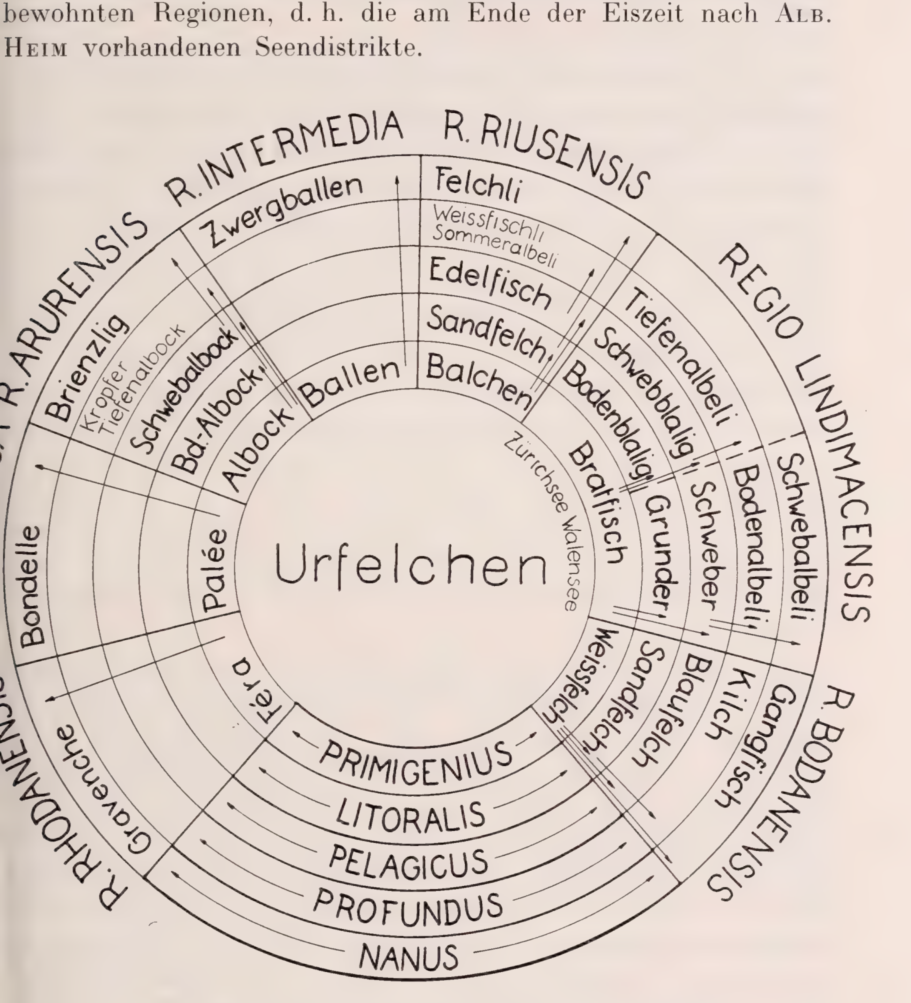


ABB. 2.
Nationen und Oekotypen der schweizerischen Felchen.

In Abbildung 2 sind die Nationen durch radiale Trennstriche von einander geschieden, während die „Oekotypen“ in konzentrischer Anordnung gruppiert sind.

Demgemäss hätte z. B. der Blaufelchen des Bodensees *Coregonus lavaretus* L. nat. *bodanensis*, oekot. *pelagicus* zu heissen, während der Schwebfelchen des Vierwaldstättersees, der sog. Edelfisch, den

Namen *Coregonus lavaretus* L. nat. *riusensis*, oekot. *pelagicus* bekäme.

Es ist natürlich nicht möglich, im Rahmen eines kurzen Referates die Anschauungen wiederzugeben, die wir über die intraspezifische Evolution des *Coregonus lavaretus* gewonnen haben. Ueber die möglichen Isolationsmechanismen haben wir uns schon 1948 ausgesprochen. Hier möchte ich nur wenige Punkte hervorheben, die mir zur Begründung meiner etwas ungewöhnlichen und unpopulären Annahme einer „nichtgeographischen" (sympatric) Spezialisierung wichtig erscheinen. Durch das um ein Jahr oder gar um deren zwei verfrühte Geschlechtsreifwerden einzelner Populationsmitglieder ist eine zunächst sehr wirksame und vollkommene „Isolierung" gegeben, indem die Frühreifen nicht mehr mit ihren Altergenossen, sondern nur unter sich zur Fortpflanzung gelangen. Man denke dabei an die Bildung von Dauerschwärmen und von Connubien. Wesentlich scheint mit sodann der Umstand, dass wenigstens in grossen Seen die Biotope nahezu den Charakter von geographischen Arealen zeigen, sodass zwischen geographischer und nichtgeographischer Isolation nicht mehr ein prinzipieller Unterschied besteht.

Bewohner verschiedener Biotope kommen nur noch ausnahmsweise oder überhaupt nicht mehr mit einander in Berührung. Fallen dann die Laichzeiten der Teilpopulationen nicht mehr zusammen, so ist die Isolation vollkommen geworden, insbesondere dann, wenn die einzelnen Schwärme ihre besondern Laichplätze benützen. Man muss sich vor Augen halten, dass eben schon die oekologischen Verhältnisse der einzelnen Biotope recht verschieden sind und ihrerseits diese zeitlichen und örtlichen Unterschiede des Verhaltens begünstigen. Die tiefe Temperatur der Tiefenregion, in der sich der Oekotypus *profundus* aufhält, die von der Jahreszeit stark abhängigen Temperaturen des Uferwassers, wo sich der Oekotypus *litoralis* umhertreibt, die besonderen Verhältnisse der bevorzugten Nahrungstiere, deren Periodizität und viele andere Faktoren werden es mit sich bringen, dass die Lebensgewohnheiten und insbesondere auch die Laichgewohnheiten der Teilpopulationen differieren. Andrerseits mögen früher oder später auch die durch die Isolation bevorzugten Genkombinationen der Teilschwärme zu oekologischen und zu morphologischen Sondermerkmalen führen, die hereditären Charakter haben. In diesem Sinne erfolgt

meines Erachtens allmählich eine Konsolidierung der einzelnen Oekotypen.

Dass dieser Differenzierungprozess sich nur in grösseren Seen einstellt und dass nur in solchen eine grössere Differenz der Biotope wie auch eine schärfere Trennung der Oekotypen eintritt, ist ein indirekter Beweis für die Richtigkeit meiner Argumentation. Demgemäss wäre also das Felchengeschlecht im Begriff, sich in lokale und oekologische Varietäten aufzuspalten. Die Varietäten von heute sind wohl die Arten von morgen, und in dieser Gruppe der Fische, die dem Systematiker so viel Sorgen bereitet, kann der Genetiker mit besonderer Klarheit die Richtigkeit des Satzes erkennen, dass die Evolution nicht ein der Vergangenheit angehörendes Ereignis, sondern ein gegenwärtiges Geschehen, ein dynamischer Prozess ist, dessen Zeitgenossen und Zeugen wir sind.

LITERATUR

1933. Dobzhansky, Th. *Genetics and origine of species New York.* (Deutsch, 1939.)

1885. Fatio, V. *Faune des Vertébrés de la Suisse.* Vol. 5, Hist. nat. des Poissons, 2.

1944. Mayr, E. *Systematics and the origine of species.* New York.

1949. Dottrens, E. und Quartier, A. *Les Corégones du lac de Neuchâtel. Etude biométrique* in: Revue suisse de zool., t. 56, S. 37.

1930. Monti Rina, L. *Ampiezza delle variazioni presentate di Coregoni Italiani.* In. Arch. zool. italiana. XV.

1947. Rentsch, B. *Neure Probleme der Abstammungslehre.* Enke, Stuttgart.

1939-40. Steinmann, P. *Zur Frage der Systematik der schweiz. Coregonen.* Schw. Fischereizeitg. 47 und 48 (4 Beiträge).

1947. —— *Die entstehung der Felchenmassen und die dabei wirksamen Felchenrassen und die dabei wirksamen Isolationsmechanismen.* Arch. d. Jul. Klaus-Stiftung, Bd. XXII, 1949, S. 348-351.

0000 —— *Der Weissfelchen des Bodensees und die Frage der Artbildung im Felchengeschlecht.*Schweiz. Zeitschr. f. Hydrologie, Vol. X.

1928. Thienemann, A. *Die Felchen des Laacher Sees.* Zool. Anz., 1928.

0000. Wagler, E. *Die Lachsartigen, Salmonidae II. Coregonen.* Handbuch der Binnenfischerei Mitteleuropas, III.

N° 18. **R. Geigy** und **H. Britschgi**, Basel. — Untersuchungen über die E-Formen von *Plasmodium gallinaceum* in Organen des Hühnchens am 9./10. Infektionstag. (Mit 6 Textabbildungen)

Die Entdeckung der exoerythrocytären Schizonten gewisser Malaria-Parasiten erhellte manches Problem, warf aber zugleich viele neue Fragen auf. In den Präparaten von innern Organen finden wir bei einer Infektion mit *Plasmodium gallinaceum* zwei verschiedene Arten pigmentloser Schizogonien; nämlich Makroschizonten und Mikroschizonten. Jene mit etwas grösseren Kernen, die mit mehr Zytoplasma umgeben sind, führen nach einer Hypothese von MUDROW-REICHENOW und KIKUTH den pigmentlosen Zyklus fort, diese leiten aber den endoerythrocytären Zyklus ein.

Den Ausgang unserer Experimente, die sich mit diesem Problem beschäftigten, bildeten folgende Fragen:

1. Wieviel Tage nach der infizierenden Blutmalzeit wird die Mücke infektionstüchtig ?, und ferner
2. Wie umfangreich ist die Infektion am 9./10. Tag im Hühnchen, wenn wir das Infektionsalter der Mücke variieren ?

Wir verwendeten *Aedes aegypti*, die wir vom 6. bis 14. Infektionstag nach Amputation der Flügel und Beine zur Suspension vermörsert auf 2—3 Wochen alte Leghornkücken intramuskulär überimpften. Daneben wurden mit Mücken desselben Infektionsalters Kontrollversuche durchgeführt, indem wir 5 bis 8 Mücken auf einem Hühnchen stechen liessen, um so eine biologische Infektion zu erhalten. Die infizierten Kücken kontrollierten wir täglich anhand eines Blutausstriches.

Bei der Beantwortung von Frage 1. machten wir eine erste Feststellung: Während die Tiere der Kontrollversuche am 10. Tag eine Malaria aufwiesen, die bezüglich des E-Stadienbefalls als sehr

eicht bezeichnet werden muss, wenn sie von Mücken mit 9-tägiger Infektion gestochen wurden, erwies sich der Befall als normal stark bei Stichen von Mücken mit 10-tägiger Infektion. Dagegen erhielten wir bei der Ueberimpfung der Suspensionen aus Mücken mit schon 8- und 9-tägiger Infektion jeweils eine normale bis sehr starke Malaria. Es scheint deshalb, dass noch nicht ganz ausgereifte, oder jedenfalls nocht nicht bis zur Speicheldrüse vorgedrungene Sporozoiten, die künstlich in den Wirbeltierkörper gebracht werden, schon eine Malaria provozieren können. Negativ verlaufende Stichinfektionsversuche mit je 6 Kontroll-Mücken erhärteten diese Ansicht. Möglicherweise ist die Inkubation bei diesen „Frühinfektionen" etwas verlängert. Allerdings sind unsere Beobachtungen zu gering, um zu diesem Punkt eine bestimmte Aussage machen zu können.

Zur Beantwortung der Frage des Befalls nahmen wir den Infektionsstatus von Blut, Gehirn, Leber, Milz und Knochenmark auf. Dabei wurde der 9./10. Infektionstag gewählt, da ein Grossteil der Kücken ohnehin an einem dieser Tage an der Malaria einging.

Zunächst liess sich feststellen, dass das Infektions-Alter der Mücken (9. bis 14. Tag) keinen Einfluss auf den Umfang des Befalls hat; denn in allen Fällen wurde, mit einer Ausnahme, mittlere bis starke Blutmalaria gefunden.

Ferner machten wir, in Uebereinstimmung mit Kikuth, Mudrow und Reichenow, die Beobachtung, dass in fast allen Fällen das Gehirn sehr stark, die andern untersuchten Organe im allgemeinen sehr schwach und sehr unterschiedlich mit exoerythrocytären Stadien befallen sind. In Leber-, Milz- und Knochenmark-Zellen fanden wir nur selten einen relativ intensiven E-Stadien-Befall. Die Leber zeigte E-Schizogonien in 7 Fällen von 25 untersuchten Hühnchen, die Milz in 8 Fällen, das Knochenmark in einem Fall. Die gefundenen pigmentlosen Formen bildeten in der Regel auf den Präparaten Herde relativ nahe beieinanderliegender Stadien. Der Infektionsgrad von Leber, Milz und Knochenmark kam jedoch in keinem Fall demjenigen der Gehirnkapillaren gleich.

Die Abbildungen 1 bis 5 zeigen pigmentlose Schizonten von Organ-Ausstrichen, die nach May-Grünwald und Romanowsky-Giemsa gefärbt wurden.

In dem durchwegs stark mit E-Stadien infizierten Gehirn war es möglich, die befallenen Kapillarenstrecken zu messen und dadurch vergleichbare Zahlenwerte zu erhalten. Wir zählten jeweils

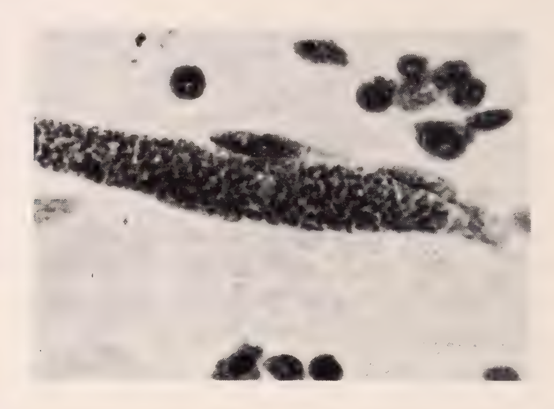


Abb. 1.
Gehirnkapillare eines Hühnchens am 10. Infektionstag mit grossem Mikroschizonten.
(Mikrophoto mit Oelimmersion.)

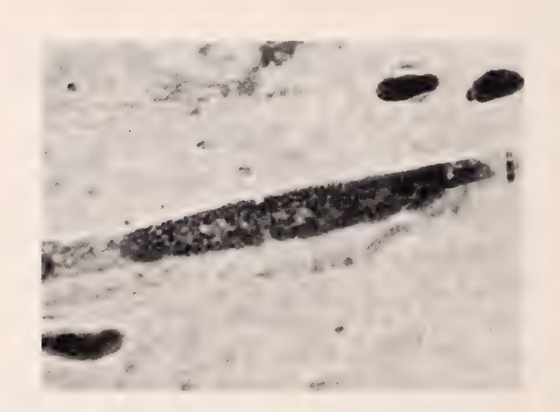


Abb. 2.
Gehirnkapillare eines Hühnchens am 10. Infektionstag mit grossem Makroschizonten.
(Mikrophoto mit Oelimmersion.)

in total 20 mm Kapillarenlänge die E-Stadien aus und klassierten sie nach Makro- und Mikro-Schizonten und nach ihrer Grösse, indem wir je drei Gruppen bildeten: Nämlich kleine Schizonten

mit 1—20 Merozoiten, mittelgrosse Schizonten mit 20—40 Merozoiten und grosse Schizonten mit mehr als 40 Merozoiten.

Das Ergebnis zeigte vorerst eine mengenmässige Schwankung

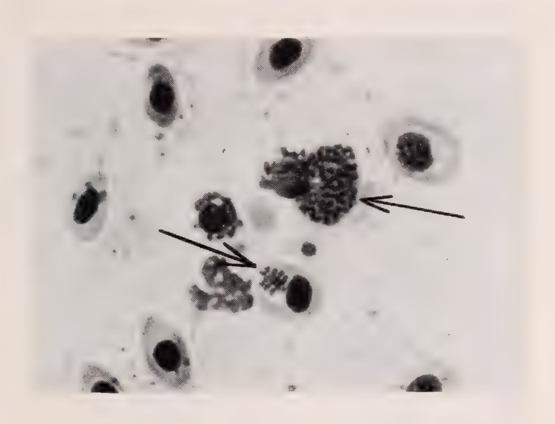


Abb. 3.

Knochenmarkausstrich eines Hühnchens am 10. Infektionstag mit grossem Mikroschizonten. Ferner darüber eine endoerythrocytärer Schizont. (Mikrophoto mit Oelimmersion.)

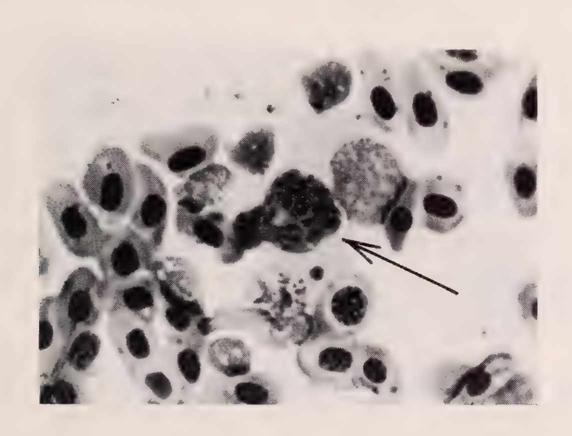


Abb. 4.

Knochenmarkausstrich eines Hühnchens am 10. Infektionstag mit mittelgrossem Makroschizonten in Teilung. (Mikrophoto mit Oelimmersion.)

von total 15—153 Schizonten pro 20 mm Kapillaren. Hingegen blieb das prozentuale Verhältnis der einzelnen Grössenklassen zueinander ausserordentlich konstant. Zur Berechnung dieses

Verhältnisses addierten wir die für beide Schizonten-Varianten gefundenen Zahlen und berechneten daraus den prozentualen Anteil der verschiedenen Grössengruppen. Bei den Makroschizonten bewegten sich die Zahlen für die kleinen zwischen 41% und 82%

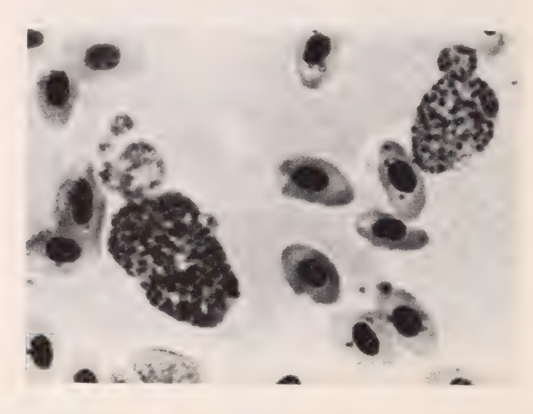


Abb. 5.

Lebertupfpräparat eines Hühnchens am 10. Infektionstag mit grossem Mikroschizonten links und grossem Makroschizonten oben rechts. (Mikrophoto mit Oelimmersion.)

für die mittleren zwischen 18% und 46% und für die grossen zwischen 2% und 22%. In den Mittelwerten ausgedrückt nehmen die kleinen 72%, die mittleren 29%, die grossen 9% der Gesamtzahl der Makroschizonten ein. Bei den Mikroschizonten erhalten wir erstaunlicherweise beinahe dasselbe Verhältnis, aber in umgekehrter Reihenfolge, so dass die kleinen mit 7%, die mittleren mit 25% und die grossen mit 68% am Total beteiligt sind.

Die graphische Darstellung (Abb. 6) verdeutlicht diese Verhältnisse.

Auf der Senkrechten sehen wir die Schwankungen des prozentualen Anteils der einzelnen Gruppen aufgetragen. Die darauf stehenden graphischen Balken zeigen die Häufigkeit des Vorkommens in den verschiedenen untersuchten Hühnchen. Die Verbindungslinie der Mittelwerte, welche sich daraus ergibt, zeigt bei den Makroschizonten eine von klein nach gross absinkende, bei den Mikroschizonten eine ansteigende Kurve.

Etwas anschaulicher finden wir diesen Tatbestand auf dem Schema oben rechts dargestellt, nämlich die mengenmässige

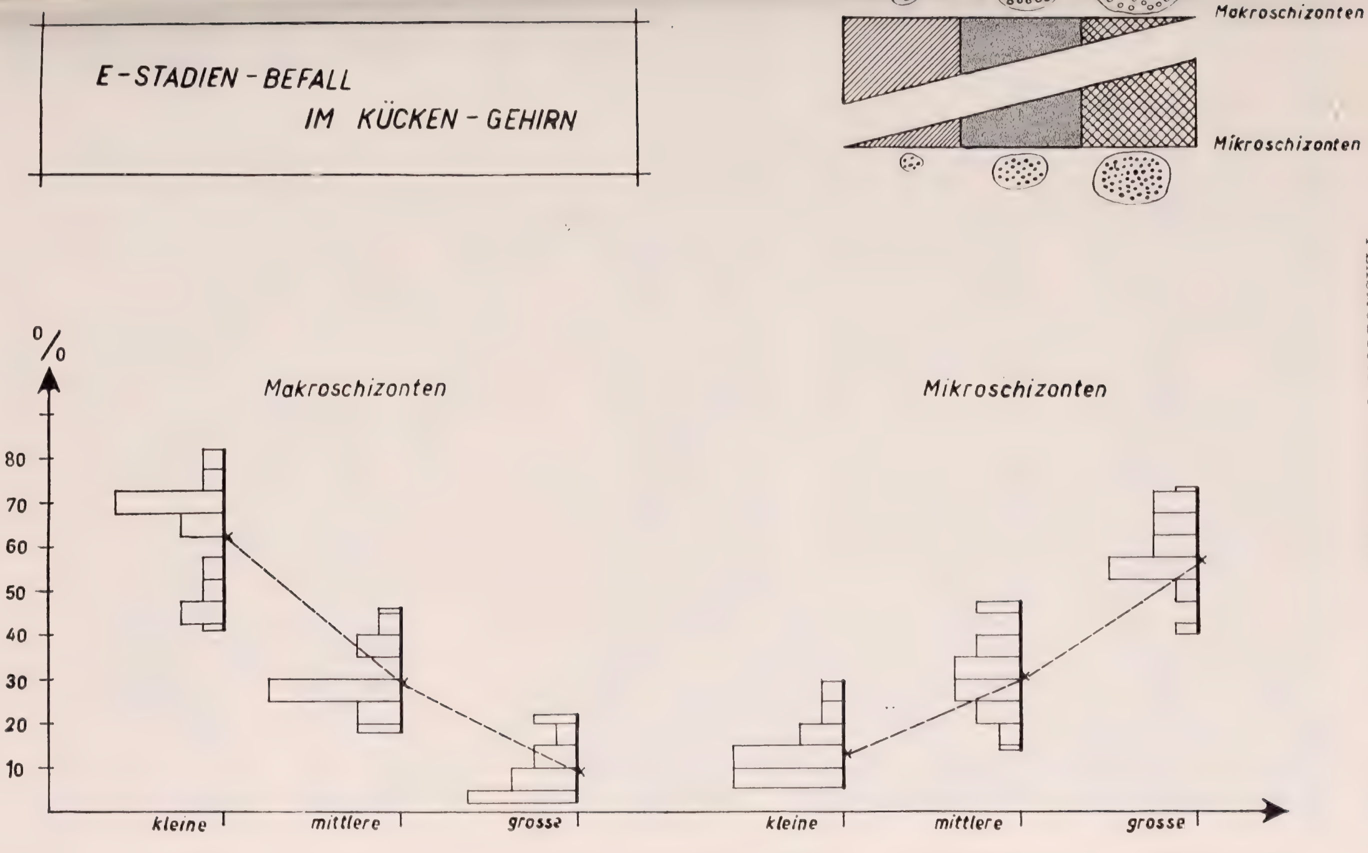


ABB. 6. — Graphische Darstellung über die Häufigkeit des E-Stadien-Befalls im Kückengehirn am 10. Infektions-Tag.

Zunahme von klein nach gross bei den Mikroschizonten und die entsprechende Abnahme bei den Makroschizonten.

Ob bei andern Organen analoge Verhältnisse bestehen, können wir wegen des erwähnten geringen Befalls noch nicht feststellen. Immerhin deuten gewisse Anzeichen bei einem Versuchstier, das einen ausnahmsweise starken Befall mit pigmentlosen Schizogonien aufweist, darauf hin, dass die Verhältnisse dort ähnlich liegen.

Anhand unserer Ergebnisse können wir aussagen, dass anschliessend an den Zeitpunkt unserer Erhebungen der Blutbefall durch Mikromerozoiten vorerst sehr gross sein, dann aber allmählich abnehmen wird. Die Infektion durch Makromerozoiten wird dagegen zunehmen. Da der Tod bei den meisten Versuchstieren am 9. oder 10. Infektionstag eintrat, wäre man versucht, diesen mit der Zunahme der pigmentlosen Infektion in Zusammenhang zu bringen.

Um weitere Folgerungen machen zu können, müssten zunächst die Untersuchungen auch auf frühere Tage der Malaria-Infektion ausgedehnt werden. Der Befund ist aber so auffallend, dass er vielleicht die Anregung gibt, bei der Auswertung von Experimenten mit E-Stadien eine quantitative Methode einzuführen und eventuell auszubauen.

LITERATUR

Huff, C. G. and Coulston, F. *The development of Plasmodium gallinaceum from sporozoite to erythrocytic trophozoite.* Journal of Infektious Diseases, Nov.-Dec. 1944, Vol. 75.

Kikuth, W. und Mudrow, L. *Die endotheliale Phase der Malariaparasiten und ihre theoretische und praktische Bedeutung.* Ergebn. Hyg. 24. 1941. S. 1-86.

Mudrow, L. und Reichenow, E. *Die Entwicklung von Plasmodium cathemerium im Endothel und im Blut des Kanarienvogels.* Zool. Jahrb. Abt. Anat. u. Ontog. d. Tiere. Bd. 70. Heft 1. Jena. 1949.

No 19. **R. Geigy** und **D. Grobe,** Basel. — Verteilung des Zooplanktons im Sempachersee zu verschiedenen Jahreszeiten (1948-1950). (Mit 6 Tabellen)

Der Sempachersee ist seiner geographischen Lage nach als subalpiner See in die Reihen der gemässigten Seen zu stellen. Sein Seebecken, eine ovale Mulde, die nur langsam und gleichmässig an Tiefe zunimmt, erstreckt sich über eine Fläche von 8 km Länge, mit ca 2,3 km maximaler Breite und weist in Seemitte eine Tiefe von etwas über 80 m auf. Die Zuflüsse bestehen in erster Linie in der grossen und der kleinen Aa, die an der südöstlichen Seeseite einmünden, in zweiter Linie in verschiedenen kleinen Bächen, die sich von allen Seiten in den See ergiessen. Die Ausmündung der Suhr am nordwestlichen Ufer stellt den regulierbaren Abfluss dar.

Charakteristisch für den Sempachersee ist sein noch weitgehend natürlich erhaltenes Ufer, bestehend aus einer langsam abfallenden, mit Schilf und zuweilen auch mit Binsen bewachsenen Uferbank, einer relativ vegetationsarmen Seehalde, dies besonders auf der Brandungsseite, und einem verschieden stark ausgebildeten Potamogeton- und Charagürtel im tieferen Teil der Seehalde.

Das Profundal beginnt bei einer Tiefe von etwa 8 m und ist durch das Aufhören der Vegetation gekennzeichnet. Die ganze Seesohle, vom Schilf bis in die Tiefe, ist mit feinem Schlamm bedeckt. Nach Dubois und Geigy (1935), die sich auf Oligochaetenbestimmungen von Thienemann, sowie auf eigene Beobachtungen stützen, befindet sich der Sempachersee in einem Uebergangsstadium zwischen Oligotrophie und Eutrophie.

Hier soll nun speziell über das bisher nicht untersuchte Zooplankton dieses Sees berichtet werden, von dem im Verlauf verschiedener Jahre und zu allen Jahreszeiten Beobachtungen notiert wurden. Für die Planktonfänge, über die in diesem Zusammenhang berichtet werden soll, wurden folgende Instrumentarien verwendet:

1) Für Tiefenmessungen wurde ein an einer Kabelrolle mit Zähltrommel befestigtes Lot benutzt.

2) Als Fanggerät diente eine eiserne Schöpfflasche (Friedinger Luzern) mit durch ein Sendeblei verschliessbaren Boden und Deckel und einem Inhalt von 2 Litern. Mit dieser Schöpfflasche konnten aus allen Tiefen quantitativ gleichwertige Proben heraufgeholt werden. An jedem benannten Ort wurden jeweils 2 Proben von insgesamt 4 l Seewasser entnommen, und das darin enthaltene Plankton auf einem Gazefilter aufgefangen. Jede Probe wurde unmittelbar danach in Formol fixiert, während Bestimmungen und Auszählungen erst im Laboratorium vorgenommen wurden.

3) Da mit der Schöpfflasche nur je 4 l Wasser mit dem darin suspendierten Plankton erfasst werden können, wurde bei jeder Serie zusätzlich ein Schliessnetz verwendet (Friedinger Luzern), das ermöglicht Bereiche grösseren Ausmasses zu durchfischen. Die Schliessnetzproben dienten lediglich Kontrollzwecken, um allfällige, vereinzelte und seltene Formen einzufangen.

4) Nach ungünstigen Resultaten mit einem Elektrothermometer und in Ermangelung eines geeigneten Kippthermometers wurden die Temperaturmessungen im frisch heraufgeholten Seewasser noch in der Schöpfflasche mit gewöhnlich geaichten Thermometern durchgeführt. Um Ungenauigkeiten möglichst zu kompensieren, bestand das Messinstrument aus drei in einem besonderen Dispositiv vereinigten Thermometern, die gleichzeitig eingetaucht und gut verglichen werden konnten.

5) Die Sichttiefe wurde mit einer Sichtscheibe gemessen.

Im Sempachersee wurden bis jetzt folgende Plankter festgestellt:

Copepoda: Cyclopidae: *Cyclops strenuus*
Centropagidae: *Diaptomus gracilis*

Cladocera: Daphnidae: *Daphnia longispina Sars.*
Sididae: *Diaphanosoma brachyusum*
Bosminidae: *Bosmina coregoni*
Leptodoridae: *Leptodora kindtii*

Rotatoria: *Asplanchna priodonta*
Brachionus angularis
Notholka longispina
Anurea cochlearis
Polyarthra platyptera

Protozoa: *Dinobryon sertularia*
Stentor polymorphus
Ceratium hirudinella
Peridineum cinctum

Diatomea: *Fragilaria crotonensis*
Asterionella gracillima

Die folgenden Tabellen geben eine Uebersicht über die Verteilung der verschiedenen Plankter im Sempachersee. Zu berücksichtigen ist hierbei, dass sich die Jahreszeiten innerhalb des Sees

TABELLE 1.

Fang vom 29. Januar 1950.

Ort: Seemitte zwischen Eich und Nottwil.
Zeit: 12,30 h bis 15,30 h.
Wetter: Bedeckt mit Aufhellungen.
Seebewegung: See ruhig.
Wind: Windstill.
Wasserfarbe: Schwarzgrün, sehr dunkel.
Seetiefe: Lot = 84,8 m.
Sichttiefe: 9,8 m.
Lufttemperatur: um 12,30 h = — 1° C.

No.	Tiefe	Temp.	Diapt.	Cycl.	Naupl.	Daph.	Diapha.	Bosm.	Lepto.	Aspl.	Total
11	0 m	4,0°	4	2	28	—	—	1	—	4	39
10	2 m	4,0°	34	14	43	7	—	4	—	10	112
9	4 m	4,1°	38	31	59	11	—	7	—	10	156
8	6 m	4,1°	13	16	24	6	—	2	—	8	69
7	10 m	4,2°	14	11	53	5	—	3	—	6	92
6	15 m	4,1°	9	19	54	1	—	1	—	7	91
5	20 m	4,2°	13	24	52	1	—	—	—	7	97
4	30 m	4,1°	17	16	20	1	—	2	—	33	89
3	40 m	4,0°	13	26	79	1	—	—	—	9	128
2	60 m	4,0°	25	21	61	5	—	—	—	13	125
1	80 m	4,0°	5	52	2	2	—	—	—	—	61
			185	232	457	40	—	20	—	107	1.059

bezüglich der Temperatur um rund einen Monat verspätet auswirken, da die Aufwärmung und Abkühlung der Wassermassen langsamer vor sich geht als die der Luftschichten. Der Seesommer z. B. beginnt erst im Juli-August und erstreckt sich bis Ende Oktober. Entsprechend sind auch die anderen Seejahreszeiten verschoben. Die bedeutenden periodischen Temperaturschwankungen, die bei jeder grösseren Wasseransammlung regelmässig auftreten, sind einmal Folgen des Jahreszeitenwechsels und zum anderen Folgen des Tages- und Nachtrhythmus.

Tabelle 2.

Fang vom 7. Mai 1949.

Ort: Seemitte zwischen Eich und Nottwil.
Zeit: 15,00 h. bis 18,00 h.
Wetter: Bedeckt bis bewölkt.
Seebewegung: See mässig bewegt, schwacher Wellengang.
Wind: Mässiger Westwind.
Wasserfarbe: Dunkelgrün.
Seetiefe: Lot = 84 m.
Sichttiefe: 6,6 m.
Lufttemperatur: um 15,00 h. = 14,5° C.

No.	Tiefe	Temp.	Diapt.	Cycl.	Naupl.	Daph.	Diapha.	Bosm.	Lepto.	Aspl.	Total
1	0 m	11,4°	—	1	2	—	—	—	—	—	3
2	2 m	10,3°	52	105	—	15	—	66	—	—	238
3	4 m	10,0°	35	75	—	11	—	26	—	—	147
4	6 m	10,0°	56	184	2	7	—	43	—	—	292
5	10 m	7,2°	15	58	7	8	—	41	—	—	129
6	15 m	6,2°	10	21	—	—	—	4	—	—	35
7	20 m	6,0°	3	27	—	—	—	11	—	—	41
8	30 m	5,8°	6	9	2	1	—	12	—	—	30
9	40 m	5,6°	1	4	—	—	—	2	—	—	7
10	60 m	5,2°	1	1	—	—	—	—	—	—	2
11	80 m	5,0°	—	—	1	1	—	11	—	—	13
			179	485	14	43	—	216	—	—	937

An Hand der Tabelle 1 ist die gleichmässige Temperatur der gesamten Wassermenge während des Winters deutlich zu erkennen. Vom Seeboden bis zum Wasserspiegel herrscht die einheitliche Temperatur von +4° C, und nur bei sehr starken und langen Frostperioden wird ein weiteres Sinken der Oberflächentemperatur beobachtet, das bis zur Eisbildung fortschreiten kann. Im Winter 1948/49 wurde die tiefste Oberflächentemperatur des Sempachersees im März 1949 mit + 3,8° C gemessen. Zu dieser kalten Jahreszeit ist die vertikale Planktonverteilung durch den ganzen See hindurch verhältnismässig schwankungsfrei. Eine Anhäufung von Zooplankton in irgendwelchen Schichten tritt nicht auf, und nur die stark durchlichtete oberflächlichste Wasserschicht zeigt bei Tage eine deutliche Abnahme der Bevölkerung. Hier ist zu beachten, dass Nauplien diese durchlichtete Zone weit weniger meiden als alle übrigen Plankter und daher dort auch häufig sind. Die Copepoden *Diaptomus* und *Cyclops* sind annähernd gleich stark vertreten, und auch ihre Nauplien sind häufig und zeigen zur Winterszeit ein Anwesenheitsmaximum. An Cladoceren sind *Daphnia* und *Bosmina* spärlich vertreten, *Diaphanosoma* und *Leptodora* aber fehlen ganz. Auffallend ist die Häufigkeit von Asplanchna, deren Anwesenheitsmaximum, wie auch eines der Nauplien, im Winter liegt. Die Sichttiefe bei 10 Metern entspricht der spärlichen Entwicklung des Planktons, ganz besonders des Phytoplanktons.

Im Frühjahr (Tab. 2) geht die Seeaufwärmung nur langsam vor sich. So lag im Mai 1949 die Oberflächentemperatur bei + 11° C, während die tieferen Wasserschichten sich nur wenig verändert hatten. Mit der Erwärmung der Seeoberfläche beginnt die Ausbildung einer thermischen Sprungschicht, einer Wasserschicht von wenigen Metern, in der eine Temperaturveränderung von vielen Graden stattfindet. Diese Sprungschicht (Metalimnion) ist von einer Wasserzone mit nur langsamem Temperaturabfall (Epilimnion) überlagert und liegt ihrerseits über der Hauptwassermasse des Sees (Hypolimnion), deren Temperaturunterschiede sehr klein sind. Zu Beginn der warmen Jahreszeit ist die Sprungschicht nur wenige Meter unter der Wasseroberfläche anzutreffen, im Mai 1949 zwischen 6 m und 10 m Tiefe. Die Sprungschicht beginnt an der unteren Grenze derjenigen Oberflächenzone, in der sich die Konvektionsströmungen auswirken.

Die beiden Copepoden stellen auch hier wieder den Hauptanteil am Zooplankton. *Diaptomus* zeigt kaum eine Veränderung gegenüber den Winterresultaten, *Cyclops* aber weist die bedeutendste Zunahme auf, während die Nauplien stark abgenommen haben. An Cladoceren sind *Daphnia* und *Bosmina* vorhanden. Daphnia mit nur wenigen Individuen, ähnlich wie im Winter, *Bosmina* dagegen recht häufig mit ihrem Jahresmaximum. *Asplanchna* ist völlig verschwunden. Die Anhäufung aller Zooplankter im Bereich der Sprungschicht ist auffallend, ganz besonders bei *Diaptomus*. In tieferen Wasserschichten sind überall nur wenig Tiere zu finden. Ebenso ist bei Tage die Oberflächenschicht

fast frei von Zooplankton. Erwähnung verdient noch die Sichttiefe, die auf 6,6 m gesunken ist entsprechend der Zunahme des Phytoplanktons, von dem sie vorwiegend abhängig ist.

TABELLE 3.

Fang vom 5. August 1949.

Ort: Seemitte zwischen Eich und Nottwil.
Zeit: 10,15 h bis 15,15 h.
Wetter: Schönes klares Wetter, Sonne.
Seebewegung: See ruhig.
Wind: Windstill, zeitweise leichter Ostwind.
Wasserfarbe: Blaugrün bis grün.
Seetiefe: Lot = 84,2 m.
Sichttiefe: 3,2 m.
Lufttemperatur: um 11,00 h = + 24,0° C.

No.	Tiefe	Temp.	Diapt.	Cycl.	Naupl.	Daphn.	Diapha.	Bosm.	Lepto.	Aspl.	Total
11	0 m	23,0°	—	1	1	—	1	—	—	—	3
10	2 m	20,6°	1	2	—	3	1	—	—	1	8
9	4 m	20,2°	2	9	6	7	6	—	1	—	31
8	6 m	18,8°	30	9	7	17	19	—	—	—	82
7	10 m	14,3°	287	117	13	31	1	1	2	—	452
6	15 m	9,1°	36	15	55	7	—	2	—	—	115
5	20 m	7,5°	48	11	95	2	1	1	—	—	158
4	30 m	6,5°	24	3	82	3	—	1	—	—	113
3	40 m	6,5°	3	6	10	—	—	—	—	—	19
2	60 m	6,5°	3	4	6	—	—	—	—	—	13
1	80 m	6,5°	2	3	12	—	—	—	—	—	17
			436	180	287	70	29	5	3	1	1011

Im Laufe des Sommers sinkt mit zunehmender Erwärmung die Sprungschicht langsam tiefer, bis sie im August zwischen 10 m und 15 m deutlich wird. Abgesehen von dieser Verschiebung findet im Sommer eine mehr oder weniger tiefgreifende Erwärmung der Gesamtwassermenge des Sees statt. Die Tabelle vom August 1949 lässt eine, wenn auch geringe Temperaturerhöhung aller Wasserschichten bis hinab zum Seeboden erkennen. Der Sempachersee zeigt in bodennahen Wasserschichten nicht die Temperatur von + 4° C, die auf Grund anderer Seeuntersuchungen zu erwarten wäre, sondern erreicht diese nur an-

nähernd mit 6,5° C. Für diese Erscheinung dürfte seine verhältnismässig geringe Tiefe massgebend sein, die eine Aufwärmung bis zum Seeboden zulässt. Das an der Temperaturskala deutlich gewordene Sinken der Sprungschicht wirkt sich auch auf die Dichte des Zooplanktons aus. So liegt die Zusammenballung der Plankter, wie schon in anderen Seen beobachtet, auch hier typischerweise bei etwa 10 m Tiefe gerade in der Sprungschicht, während alle anderen Wasserschichten weit weniger dicht bewohnt sind. Bei diesem Fang treten die bei Sonnebestrahlung sehr stark durchlichteten und deshalb nur wenig bewohnten Oberflächenzonen hervor und zeigen deutlich den Lichteinfluss. Die Sichttiefe liegt bei 3,2 m (Phytoplankton).

TABELLE 4.

Fang vom 5. August 1949. Nacht.

Ort: Seemitte zwischen Eich und Nottwil.
Zeit: 22,30 h bis 00,15 h.
Wetter: Schönes Wetter, klare Nacht.
Seebewegung: See ruhig.
Wind: Windstill.

No.	Tiefe	Diapt.	Cycl.	Naupl.	Daph.	Diapha.	Bosm.	Lepto.	Aspl.	Total
12	0 m	71	41	1	13	3	—	2	—	131
13	2 m	52	32	8	20	27	—	1	—	120
14	4 m	20	10	15	18	23	1	—	—	87
15	6 m	23	16	2	16	3	—	2	—	62
16	10 m	40	20	9	21	—	—	—	—	90
17	20 m	29	9	37	4	—	—	—	—	79
		235	128	74	92	56	1	5	—	569

Auch hier sind die Copepoden stark vertreten, *Diaptomus* mit einem Anwesenheitsmaximum, *Cyclops* weiterhin häufig. Die Nauplien zeigen einen merklichen Anstieg. Bei den Cladoceren zeigt *Daphnia* merkliche Zunahme, *Bosmina* dagegen bedeutende Abnahme. Bemerkenswert ist das Hinzutreten der Formen *Diaphanosoma* und *Leptodora*, beide typisch periodisch auftretend und nur während einiger Sommermonate feststellbar, und zwar *Diaphanosoma* August bis November, *Leptodora* Ende Juni bis August. *Asplanchna* ist nur mit einem Exemplar vertreten.

Im Vergleich zu der Tabelle eines Tagfanges aus dem Monat August sei eine Tabelle gezeigt, die einen Nachtfang darstellt. Sie beleuchtet die Entballung der Zooplankter im Bereiche der Sprungschicht bei

Nacht, d. h. bei Wegfall des Sonnenlichtes, und zeigt, wie eine Wanderung der Plankter gegen die Oberfläche hin stattfindet, die fast zu einer Anhäufung wird. Ausser den Nauplien, die diese Verschiebung nicht oder nur wenig mitmachen, zeigen alle Zooplankter dieses Bild der Entballung bei Nacht.

Tabelle 5.

Fang vom 9. November 1949.

Ort: Seemitte zwischen Eich und Nottwil.
Zeit: 11,00 h bis 17,15 h.
Wetter: Bewölkt, etwas Regen. Auf den Bergen Schnee.
Seebewegung: Sehr unruhig, starker Wellengang.
Wind: Starker Wind aus Westen.
Wasserfarbe: Dunkelgrün.
Seetiefe: Lot = 82,5 m.
Sichttiefe: 7,3 m.
Lufttemperatur: um 11,00 h = + 10,5° C.

No.	Tiefe	Temp.	Diapt.	Cycl.	Naupl.	Daph.	Diapha.	Bosm.	Lepto.	Aspl.	Total
11	0 m	10,2°	50	10	4	4	—	—	—	2	70
10	2 m	10,2°	77	20	2	24	—	—	—	2	125
9	4 m	9,8°	94	14	3	10	—	—	—	—	121
8	6 m	9,5°	70	20	3	30	1	—	—	—	124
7	10 m	9,0°	70	38	4	18	1	—	—	1	132
6	15 m	8,6°	30	79	4	10	—	—	—	—	123
5	20 m	9,1°	21	1	2	13	—	—	—	—	37
4	30 m	7,5°	2	2	—	2	1	—	—	—	7
3	40 m	6,4°	1	—	1	1	—	—	—	—	3
2	60 m	6,0°	4	6	1	—	—	—	—	—	11
1	80 m	6,0°	7	1	18	3	—	—	—	—	29
			426	191	42	115	3	—	—	5	728

Die herbstliche Abkühlung bewirkt in erster Linie ein Verschwinden der thermischen Sprungschicht. Die beginnende oberflächliche Abkühlung führt allmählich zu einer Umschichtung der ganzen Wassermasse des Sees, sodass die Messungen ein Bild von langsamem, gleichmässigem Temperaturabfall bei zunehmender Tiefe ergeben. Dieses Bild bleibt erhalten bis der ganze Seeinhalt eine Temperatur von + 4° C erreicht

hat, was meist im Dezember oder Januar der Fall ist. Die Novembertabelle ergänzt das vorher über Lichteinfluss Gesagte insofern, als der Fang an einem trüben, regnerischen Tag eingebracht wurde, und daher die Flucht der Zooplankter aus den obersten Wasserschichten weit geringer ist als an hellen Tagen. Bei der Beobachtung der übrigen Verteilung ist keine Zusammenballung mehr zu erkennen, dagegen eine gleichmässig zerstreute Anhäufung in den Wasserschichten oberhalb 20 m Tiefe. Die tiefer gelegenen Bereiche sind auch hier noch wenig bevölkert, während im Winter ja die ganze Wassersäule, also Boden bis Oberfläche, gleichmässig dicht bewohnt ist. Auch hier sind wieder die Copepoden, besonders *Diaptomus* häufig, Nauplien haben dagegen stark abgenommen. Bei Cladoceren fehlen *Bosmina* und *Leptodora* vollständig. *Daphnia* ist sehr zahlreich, sie lässt im Spätsommer bis Herbst ihr Anwesenheitsmaximum erkennen. *Diaphanosoma* ist nur noch vereinzelt anzutreffen und verschwindet bald ganz. Ebenfalls selten ist *Asplanchna*.

TABELLE 6.

Jahresverteilung.

Monat	Diapt.	Cycl.	Naupl.	Daph.	Diapha.	Bosm.	Lepto.	Aspl.	Total
Mai 49	179	485	14	42	—	216	—	—	973
Aug. 49	436	180	287	70	29	5	3	1	1011
Nov. 49	426	191	42	115	3	—	—	5	782
Jan. 50	185	232	475	40	—	20	—	107	1059
Total	1226	1088	818	267	32	251	3	113	

Die letzte Tabelle soll das periodische Auftreten der verschiedenen Planktonformen während des Jahreslaufes erläutern. Die Copepoden *Diaptomus* und *Cyclops*, sowie deren Nauplien, sind perennierend. Von den Cladoceren zeigen sich *Daphnia* als perennierend, *Diaphanosoma*, *Bosmina* und *Leptodora* dagegen als periodisch. Auch *Asplanchna* ist eine periodische Form. Die beiden Maxima, welche die Nauplien je im Sommer und im Winter aufweisen, sind vielleicht mit den verschieden gelegenen Jahresmaxima der beiden Copepoden in Zusammenhang zu bringen. Es wären demnach die zahlreichen Januarnauplien vorwiegend *Cyclopslarven*, da *Cyclops* ja im Frühjahr am häufigsten ist; die vielen Augustnauplien wären dagegen in der Hauptsache *Diaptomus*-Jugendstadien, da *Diaptomus* besonders im Herbst stark vertreten ist.

Die besprochenen Tabellen stellen typische Beispiele aus 4 Jahreszeiten dar. Die Auszählungen ergeben, ausser im Winter,

eine Hauptansammlung des Zooplanktons in den oberflächennahen Wasserschichten. Am Tage bei guter Durchlichtung wird dabei die oberste Wasserzone von etwa 2 m Tiefe gemieden, während bei Nacht oder auch schon an trüben Tagen die Wasseroberfläche dicht bevölkert wird, und es sogar zu einer Plankton-Anreicherung daselbst kommt. Sommer und Winter zeigen beträchtliche Unterschiede in der Verteilung: Während des Winters besteht weitgehend gleichmässiges Vorkommen bis in Bodennähe; während des Sommers fällt eine Plankton-Ansammlung im Bereich der Sprungschicht auf, desgleichen besonders bei Tage eine Zusammenballung zwischen 2 m und 10 m Tiefe, bei Nacht eine Auflockerung gegen die Oberfläche hin.

Den zahlenmässigen Hauptanteil am Zooplankton stellen während des ganzen Jahres die Copepoden. Nur in manchen Jahren wie z. B. im September 1948 kommt es vor, dass die Cladoceren überwiegen, wenn nähmlich Diaphanosoma sich besonders stark entwickelt. Was die Gesamtzahl des Zooplanktons betrifft, so lässt sich an Hand dieser und anderer Tabellen aussagen, dass zu Anfang des Winters am wenigsten Tiere zu finden sind, während im Frühling eine allmähliche Zunahme, im Spätsommer die Höchstzahl und im Herbst wieder eine Abnahme zu verzeichnen sind. Weitere Untersuchungen sollen die hier dargestellte Uebersicht ergänzen und vertiefen.

N° 20. **R. Geigy**, Basel. — Beobachtungen und Zeugenaussagen über Nilpferdverletzungen am Menschen. (Mit 2 Textabbildungen)

In den Monaten Juli bis Oktober 1949, anlässlich eines Aufenthaltes im Ulanga-Distrikt von Tanganyika, welcher vornehmlich dem Studium von Tsetsefliegen und Sandflöhen gewidmet war, konnten wir mehrfach Beobachtungen machen und bei langjährig

im Lande tätigen Missionaren[1] Aussagen sammeln über das Verhalten von Flusspferden gegenüber dem Menschen. Da, abgesehen von diesbezüglichen Schilderungen von Captain C. R. S. Pitman („A Game Warden Takes Stock", London 1942) und von H. Hediger (Kleine Tropen-Zoologie *Acta Tropica*, Supplementum 1, Basel 1948) in der Literatur recht wenig authentische Zeugenaussagen zu diesem Thema zu finden sind, seien die gesammelten Daten hier in Kürze wiedergegeben.

Der Ulanga-Distrikt wird in westöstlicher Richtung vom breiten Kilomberofluss durchzogen, der in seinem oberen Lauf vom Ruipa und vom Ulanga-Fluss gespiesen wird. In allen diesen Wasserläufen sind Flusspferde häufig anzutreffen, sie halten sich ausserdem auch in kleineren Seen und sumpfigen Teichen auf, die sich da und dort im Land vorfinden. Auf einer Einbaumfahrt vom Städtchen Ifakara aus den Kilomberofluss abwärts, konnten wir unterwegs an manchen Stellen kleinere und grössere Ansammlungen von Flusspferden sichten, die sich meist im tiefen Wasser aufhielten und beim Herannahen der Einbäume rasch tauchten; in den Abend- und Morgenstunden hörte man vom Ufer aus weithin ihr typisches Grunzen. Da wir von Hause aus die Flusspferde für relativ harmlose Tiere hielten, waren wir erstaunt auf dieser Fahrt festzustellen, wie behutsam die eingeborenen Einbaumführer die flusspferdreichen Stellen passierten, sich stets nach Möglichkeit in nächster Nähe des Ufers hielten und Flusswindungen erst nach sorgfältigem Beobachten und Sondieren mit den langen Bootsstangen überquerten. Die Nilpferde gelten hierzulande als unberechenbar und gefährlich, da sie öfters Boote unverhofft angreifen und zum Kentern bringen. Vielleicht sind sie im Kilombero deshalb besonders reizbar, weil sie von den flussbefahrenden und Fischerei treibenden Wandamba vom Einbaum aus mit grossen selbstangefertigten Harpunen gejagd werden.[2] Im übrigen sind die Meinungen darüber geteilt, aus welchen Motiven heraus gewisse Nilpferde (es sind wohl in der Regel bestimmte Individuen) mit Vorliebe Einbäume umkippen, — die einen glauben, dies geschehe lediglich in spielerischer

[1] Ich bin vor allem dem Kapuzinerpater, Herrn Kunibert Lussy, der viele Jahre in Tanganyika gelebt hat und als grosser Jäger manche Nilpferdbegegnung hatte, für seine Angaben zu grossem Dank verpflichtet.

[2] Vergl. *Culwick A. T.* Hippo Hunting amongst the Wandamba of Tanganyika Territory. Man, Vol. XXXII, 1932, p. 276-278.

Absicht, andere wieder vertreten die Auffassung, die Tiere hätten es auf die Boote abgesehen, weil sie infolge der häufigen Eingeborenenjagden gegen diese gefahrbringenden Vehikel eingenommen seien. Beim Kentern der Boote können sich die Eingeborenen oft durch Schwimmen retten, zahlreiche sind dabei aber auch schon ertrunken. PITMAN berichtet ähnliches vom Edward See.

Dass es beim Angreifen der Boote zuweilen noch gefährlicher zugehen kann, bewies uns folgender Fall, von dem wir im Eingeborenenspital in Mbingu, unweit vom Ruipa-Fluss, Kunde erhielten. Es handelte sich um einen jüngern Eingeborenen namens Eduard aus Mchombe, der sich mit schweren Nilpferdverletzungen in Spitalpflege befand. Wie er uns selber erzählte, hätte sich der Unfall folgendermassen zugetragen. Eduard arbeitete im Juli an der Rekonstruktion der Ruipabrücke (Strasse Ifakara-Mchombe), welche wie üblich während der Regenzeit abgebrochen worden war. Eines Tages brachte er mit zehn andern schwarzen Arbeitern in einem grossen Einbaum eine Ladung Steine den Ruipa hinauf zur Baustelle. Plötzlich tauchte dicht hinter dem schwer befrachteten Boot ein grosses Flusspferd auf, schnellte sich in die Höhe, sodass es mit den Vorderbeinen den Einbaum erklettern und fast augenblicklich zum seitlichen Umkippen bringen konnte. Die zehn Arbeiter sprangen ins Wasser und konnten sich alle durch Schwimmen ans Ufer retten. Eduard, der ganz hinten im Boot sass, wurde jedoch vom Hippo mit dem Maul zunächst an der linken Schulter gepackt, konnte sich los machen, wurde dann aber gleich wieder an der linken Gesäss-Seite gefasst, wobei ihm ein grosses Stück Haut und Muskulatur weggerissen wurde. Mit letzter Kraft konnte sich der Schwerverletzte ins Wasser werfen und am Ufer an einen überhängenden Baum klammern, wo er dann von den andern gerettet wurde. Die Abbildung 1 zeigt am 8. August, ca. drei Wochen nach dem Unfall die Wunden in der Achselhöhle und am Oberarm, Abbildung 2 die gewaltige Gesässverletzung. Die Wunden wurden nicht genäht, sondern lediglich mit Zinksalbe behandelt und heilten erstaunlich rasch. Bei einer zweiten Kontrolle am 27. September konnten wir feststellen, dass der Arm völlig geheilt war und dass sich die Gesässwunde bis auf einen kleinen Spalt geschlossen hatte; die Hautüberwachsung hatte sich mit erstaunlicher Regelmässigkeit

vollzogen. Die Schmerzen wurden, wie wir dies bei Schwarzen wiederholt beobachtet haben, mit grossem Gleichmut ertragen.

Wir haben eines Abends im Ruipa-Fluss ein grösseres Nilpferdrudel aus nächster Nähe beobachtet. Der eingeborene Jäger, der uns bis zu einem Hippo-Wechsel geleitete, der als tiefe hohle Gasse vom Fluss auf die Uferböschung hinauf führte, warnte uns, zu



Abb. 1.
Nilpferdverletzung an Schulter und Arm.

nahe an die im Wasser schwimmenden Tiere heranzugehen, da sich ein Bulle darunter befinde, der zuweilen blitzschnell ans Ufer heraufkomme um anzugreifen. Es geschah jedoch nichts, trotzdem wir uns bis auf etwa 20 m näherten. Solche Angriffe vom Wasser aufs Land sind im allgemeinen sehr selten. Pater Kunibert Lussy berichtete mir von einem Fall, wo ein Nilpferd von den Eingeborenen durch Hämmern mit einem Holzschlegel auf einen Baumstamm so sehr gereizt werden konnte, dass es jeweils aus dem Teich, wo es seinen Standplatz hatte, zum Angriff ans Ufer heraufstürzte. Die Schwarzen brachten sich dann durch Erklettern

von Bäumen in Sicherheit, worauf sich das Tier bald beruhigte und wieder ins Wasser zurückkehrte. Nilpferde, die durch Kugel oder Speer im Wasser verletzt werden, flüchten im allgemeinen in die Tiefe, wenn genügend Raum vorhanden ist (z. B. in Flüssen). Dagegen wurde wiederholt beobachtet, dass Flusspferde, wenn ihnen in einem kleineren Tümpel oder Teich Wunden zugefügt



ABB. 2.
Nilpferdverletzung am Gesäss.

werden, das Wasser so schnell wie möglich verlassen; wohl deshalb, weil ihnen unter Wasser keine genügende Fluchtstrecke zur Verfügung steht, vielleicht auch, wie P. KUNIBERT LUSSY vermutet, weil sich in solchen Tümpeln gerne kleine Raubfische an den Wunden festbeissen, deren sich die Tiere durch Flucht ans Land zu entledigen suchen.

Am 7. August erfuhren wir bei unserer Ankunft in der Missionsstation Mofu, dass hier vor wenigen Tagen ein Schwarzer des Abends von einem Nilpferd getötet und dabei, wie einer der Patres persönlich feststellen konnte, fast bis zur Unkenntlichkeit ver-

stümmelt worden sei. Es geschah dies am Ufer des Ruipa beim Fischen, doch konnte nicht mehr herausgefunden werden, ob sich der Mann etwa im Bereich eines Nilpferdwechsels aufgehalten und somit dem Tier im Wege gestanden hatte.

Es ist bekannt, dass die Flusspferde, wenn sie nach Sonnenuntergang am Land auf die Weide gehen, im allgemeinen sehr reizbar sind, vielleicht, weil sie sich ausserhalb des Wassers, dieses sie prächtig schützenden Milieus, besonders exponiert fühlen. Dies gilt insbesondere für männliche und weibliche Einzelgänger, für Kühe mit Kalb usw. Wenn dann ein ahnungsloser Eingeborener in der Nähe vorbeikommt, kann er leicht angegriffen werden. Das Nilpferd braucht beim Angriff vornehmlich seine gewaltigen Kiefer und seine starken Eckzähne mit denen es Wunden reissen, ja den Körper eines Menschen eigentlich zerfetzen kann. Es sind aber m. W. keine authentischen Fälle bekannt, wo Menschen von Flusspferden mit den Füssen zu Tode getrampelt oder mit dem Kiefer entzweigebissen worden wären, wie dies etwa behauptet wird.

Es ergibt sich aus den hier geschilderten Tatsachen, dass das Flusspferd sowohl im Wasser als auf dem Land für den Menschen und, wie unser Gewährsmann betont, besonders für den Eingeborenen sehr gefährlich werden kann. Seine Reizbarkeit mag in manchen Fällen auf schlechten Erfahrungen mit dem Menschen beruhen, die es nicht vergisst, sodass es seinen Zorn bei einer sich bietenden Gelegenheit wieder an ihm auslässt. Die Angriffslust ist ausserhalb des Wassers beim nächtlichen Weidgang besonders ausgeprägt, vielleicht weil sich die Tiere hier stärker exponiert fühlen und eine grössere Angriffsdistanz haben.

Beiträge zur Toxikologie der Fische, VI. Mitteilung.

No 21. **H. Woker** und **K. Wuhrmann**, Zürich.[1] — Die Empfindlichkeit verschiedener Fischarten gegenüber Ammoniak, Blausäure und Phenol.
(Mit 1 Textabbildung.)

Die Kenntnis der Empfindlichkeit einzelner Fischarten gegenüber ins Wasser gelangenden Giftstoffen ist eine Voraussetzung für das Studium der Abwässerschäden in der Fischereiwirtschaft. Die Empfindlichkeit der Fische wird in der Regel nach oekologischen Beobachtungen und weitgehend gefühlsmässig beurteilt. So werden z. B. diejenigen Fischarten, die hohe Ansprüche an den Sauerstoffgehalt des Wassers stellen (Salmoniden), für empfindlicher gehalten, als viele Cypriniden, die noch bei minimalen Sauerstoffwerten ihres Wohngewässers gedeihen (HELFER 1927/29).

Fischtoxikologische Untersuchungen, die wir seit mehreren Jahren durchführen, zeigen, dass die Einreihung der Fische in eine allgemein gültige Empfindlichkeitsskala, die beispielsweise auf der Sauerstoffbedürftigkeit basiert, wie sie sich scheinbar aus dem Charakter der bevorzugten natürlichen Wohngewässer ableiten lässt, nicht angängig ist. Anhand vergleichender Studien über die Wirkung von Ammoniak, Blausäure und Phenol auf Bachforellen (*Trutta fario* L.), Elritzen (*Phoxinus laevis* Ag.), Egli (*Perca fluviatilis* L.) und Alet (*Squalius cephalus* L.) sollen im folgenden die wirklichen Empfindlichkeitsverhältnisse in vorläufiger Form mitgeteilt werden. Eine ausführliche Darstellung wird später an anderer Stelle folgen.

Unsere Untersuchungen beruhen auf der Messung der sog. Manifestationszeit, die wir in einer früheren Arbeit (WUHRMANN und WOKER 1948) definiert haben, und zwar als diejenige Einwirkungszeit eines Giftstoffes gegebener Konzentration, in der die Fische so weit geschädigt werden, dass sie sich wegen Gleichgewichts- oder

[1] Mitteilung aus der Eidg. Anstalt für Wasserversorgung, Abwasserreinigung und Gewässerschutz an der Eidg. Techn. Hochschule, Zürich.

Bewegungsverlustes nicht mehr an ihrem Standort im Gewässer zu alten vermögen. Unsere Versuchstechnik ist am selben Ort ebenfalls eschrieben. Es sei hier lediglich noch erwähnt, dass alle Vergiftungs-ersuche im Leitungswasser unter Zusatz der Gifte als chemisch reinste Substanzen bei pH 7—8, einer Karbonathärte von 15—18 frz. H°, einer Temperatur von 15° C und einem Gehalt an gelöstem Sauerstoff von 9—10 mg/L durchgeführt wurden. Alle Resultate sind Mittelwerte von Versuchen mit jeweils 5 oder 10 Fischen.

Für jedes Gift besteht ein S c h w e l l e n w e r t , d. h. eine Minimalkonzentration, unterhalb der die Fische auch bei beliebig anger Kontaktzeit nicht mehr manifest geschädigt werden. Im

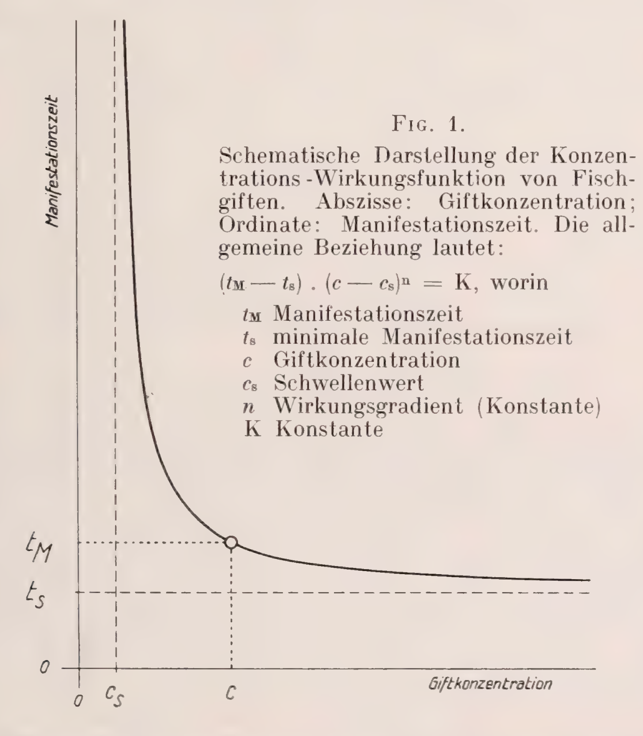


Fig. 1.
Schematische Darstellung der Konzentrations-Wirkungsfunktion von Fischgiften. Abszisse: Giftkonzentration; Ordinate: Manifestationszeit. Die allgemeine Beziehung lautet:

$(t_M - t_s) \cdot (c - c_s)^n = K$, worin

t_M Manifestationszeit
t_s minimale Manifestationszeit
c Giftkonzentration
c_s Schwellenwert
n Wirkungsgradient (Konstante)
K Konstante

Bereich über der Schwellenkonzentration gilt eine K o n z e n-r a t i o n s - W i r k u n g s f u n k t i o n m i t h y p e r b e l a r-i g e m C h a r a k t e r . (Wuhrmann und Woker 1950 *b*), d. h. ach Ueberschreiten des Schwellenwertes nimmt die Vergiftungs-eit bei geringer Zunahme der Konzentration rasch ab, und im veiteren Verlauf nähert sich die Kurve bei hohen Giftkonzentratio-en asymptotisch einer minimalen Wirkungszeit (Fig. 1). Es

handelt sich somit um einen funktionellen Zusammenhang zwischen Konzentration und Wirkung, wie er in der experimentellen Pharmakologie in sehr vielen Fällen gefunden wird (vergl. z. B. CLARK 1937; MIESCHER 1940).

Die bisherigen Beobachtungen zeigen, dass für eine bestimmte Fischart gleicher Altersklasse in derselben Giftlösung und unter identischen Bedingungen ziemlich gut reproduzierbare Konzentrations-Wirkungskurven bestehen, die in gewissem Umfange spezifisch sind. Prüft man deshalb verschiedene Fischarten unter identischen Bedingungen mit demselben Giftstoff, so erhält man eine Schar von Konzentrations-Wirkungskurven, welche einen Vergleich der arttypischen Empfindlichkeiten abzulesen gestattet.

Man kann die „Empfindlichkeit“ der Fische gegenüber der Giftwirkung auf zwei Arten umschreiben:

1. Nach der Höhe des Schwellenwertes unter bestimmten äusseren Umständen,
2. Nach der Grösse des „Wirkungsgradienten“, d. h. der Höhe des Konzentrationssprunges, welcher eine bestimmte Abnahme der Manifestationszeit zugeordnet ist (im Konzentrationsbereich über dem Schwellenwert).

Zur Erläuterung des „Wirkungsgradienten“ sei darauf hingewiesen, dass sich die hyperbolischen Konzentrations-Wirkungskurven in Form von Geraden darstellen lassen, wenn die Logarithmen der Manifestationszeiten in Funktion der Logarithmen der Konzentration aufgetragen werden. Der „Wirkungsgradient“ bedeutet dann den Tangens dieser Geraden. Bei Formulierung der Konzentrations-Wirkungsfunktion mit natürlichen Zahlen, entspricht der Wirkungsgradient dem Exponenten der Hyperbel. Er ist somit eine Konstante der Konzentrations-Wirkungsfunktion und hat bei identischen Versuchsbedingungen für jede Fischart und für jedes Gift eine andere, jedoch ziemlich unveränderliche Grösse. Steigende absolute Werte des Exponenten sind der Ausdruck für zunehmende Empfindlichkeit.

In Tabelle I sind die Schwellenwerte und Wirkungsgradienten einiger Fischarten derart zusammengefasst, dass sich von rechts nach links zugleich die Arten mit zunehmender „Empfindlichkeit“ gemäss der vorstehenden Umschreibung folgen. Einschränkend sei noch festgehalten, dass die Genauigkeit der Schwellenwerte nicht sehr gross ist, da mit abnehmenden Giftkonzentrationen die Streuungen in den Manifestationszeiten stark

zunehmen (vergl. WUHRMANN und WOKER 1950 *a*). Die entsprechenden Ziffern in Tabelle I sind deshalb mehr nach ihrer Grössenordnung als nach absoluten Werten zu beurteilen.

Aus Tabelle I wird ohne weiteres ersichtlich, dass die Artenverteilung nicht den „Empfindlichkeiten" im Sinne geltender oekologischer Beobachtungen entspricht, sonst müsste ja die Reihenfolge für jedes Gift dieselbe sein, und die allgemein als sehr empfindlich geltenden Bachforellen sollten durchwegs an der Spitze

TABELLE 1.

Zusammenstellung der Schwellenwerte und Wirkungsgradienten.

Ammoniak	Schwellenwert mg/L Wirkungsgrad.	Elritzen 0,6 Alet — 0,61	Alet 0,7 Elritzen — 0,60	Bachforellen 0,8 Bachforellen — 0,57	Egli 1,4 Egli — 0,50
Blausäure	Schwellenwert mg/L Wirkungsgrad.	Elritzen 0,06 Alet — 0,84	Egli 0,08 Elritzen — 0,81	Schleien [1] 0,10 Egli — 0,39	Alet 0,30 Schleien — 0,37
Phenol	Schwellenwert mg/L Wirkungsgrad.	Bachforellen 9,0 Egli — 1,20	Alet 9,5 Elritzen — 1,16	Egli 12,0 Bachforellen — 1,13	Elritzen 17,0 Alet — 1,00

der Empfindlichkeitsreihen stehen. Im Gegensatz dazu müssten die robusten Alet und die bisher nur in Blausäurelösung untersuchten Schleien als am unempfindlichsten befunden werden. Ferner erweisen sich beispielsweise die Alet mit ihrer verhältnismässig tiefen Ammoniakschwelle und dem höchsten Wirkungsgradienten als deutlich empfindlicher gegenüber Ammoniak als die Bachforellen. Auch in Blausäurelösungen weisen sie den höchsten Wirkungsgradienten auf und sind somit trotz ihres weitaus höchsten Schwellenwertes empfindlicher als die anderen Arten. In Phenollösungen dagegen zeigen sie den kleinsten Wirkungsgradienten und müssen daher trotz ihrer tiefen Phenolschwelle als unempfindlicher angesehen werden, als die anderen geprüften Fische. Die Bachforellen stehen mit ihren Wirkungsgradienten sowohl beim Ammoniak als

[1] Bachforellen wurden bisher auf ihre Blausäureempfindlichkeit hin noch nicht geprüft, dagegen liegt eine Untersuchung der als sehr resistent geltenden Schleien (*Tinca vulgaris* Cuv.) vor. Sie ist hier zum Vergleich herangezogen.

auch beim Phenol erst an dritter Stelle in unserer Reihe und erweisen sich damit ungeachtet ihres niederen Phenolschwellenwertes als durchaus nicht so empfindlich, wie es ihre Vorliebe für reines Wasser vermuten liesse. Demgegenüber sind die Elritzen, gemessen sowohl an ihren Wirkungsgradienten wie auch an den Schwellenwerten gegenüber allen drei Giftstoffen deutlich empfindlicher als die Bachforellen, denen sie nach oekologischen Beobachtungen nahestehen. Die Egli reagieren in Ammoniaklösungen weitaus am trägsten, zeigen aber andererseits gegenüber Phenol die grösste „Empfindlichkeit".

Es erweist sich also, dass sich die Reihenfolge der Arten bezüglich ihrer Reaktionsweise in akut giftigen Lösungen in keiner Weise mit derjenigen nach Milieuansprüchen in natürlichen Gewässern deckt, und dass es auch nicht angeht, ganz allgemein von mehr oder weniger empfindlichen Fischarten zu sprechen. Wir schliessen uns in dieser Beziehung den kritischen Bemerkungen von Scheuring (1936) an. Derartige Beurteilungen müssen auf jeden Fall auf ganz bestimmte Kriterien bezogen werden, wie es für den Gifteinfluss beispielsweise der Schwellenwert und der Wirkungsgradient sind.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Die Empfindlichkeit einzelner Fischarten gegenüber Ammoniak-, Blausäure- und Phenollösungen wird charakterisiert durch den Schwellenwert, d. h. die Minimalkonzentration des Giftes, unterhalb der die Fische nicht mehr manifest geschädigt werden und durch den Wirkungsgradienten, d. h. eine Konstante, die im gesamten wirksamen Konzentrationsbereich die einer bestimmten Giftkonzentration zugehörige Manifestationszeit festlegt. Der funktionelle Zusammenhang zwischen Konzentration und Wirkung scheint für alle Fischarten beim gleichen Gift identisch zu sein, sodass der Empfindlichkeitsvergleich auf Grund der Wirkungsgradienten zuverlässig möglich ist.

2. Die Gleichsetzung der Giftempfindlichkeit einzelner Fischarten mit deren Stellung in einer oekotypischen Artenreihe ist unzulässig. Es trifft nicht zu, dass diejenigen Arten, die z. B.

normalerweise nur in Gewässern mit hohem Sauerstoffgehalt vorkommen, im allgemeinen giftempfindlicher sind, als die Bewohner sauerstoffarmer Gewässer.

3. Jedem Giftstoff ist eine besondere Empfindlichkeitsreihe der Arten zugeordnet.

LITERATUR

1937. Clark, A. J. *General Pharmacology*, Handb. d. exper. Pharmakologie Erg. Werk, Bd. 4, Berlin.
1927-29. Helfer, H. Kl. Mittlg. Wasser-, Boden-, Lufthygiene 3, 151, 278, (1927) 4, 131, 240, 326, (1928) 5, 47.
1940-41. Miescher, K. Helv. med. Acta 7, Suppl., Bd. IV.
1936. Scheuring, L. Z. Fischerei 34, 289.
1948. Wuhrmann, K. und Woker, H. Z. Hydrologie, 11, 210.
1950*a* Wuhrmann, K. und Woker, H. Z., Hydrologie, 12.
1950*b* Wuhrmann, K. und Woker, H. Z., Hydrologie, 12.

No 22. **Jean G. Baer**, Neuchâtel. — Phylogénie et cycles évolutifs des Cestodes. Avec 1 figure et 1 tableau dans le texte.

On pense volontiers, sans doute à tort, que la nature procède du simple au compliqué et que les cycles évolutifs de Cestodes renfermant plusieurs hôtes successifs doivent être plus récents que ceux qui n'en demandent qu'un seul ou même point du tout.

Nos connaissances quant aux cycles évolutifs des Cestodes sont encore bien imparfaites, voire nettement insuffisantes, mais il est néanmoins possible d'en établir les grandes lignes pour l'ensemble de ces Vers. C'est ainsi que l'on constate plusieurs types de cycles qu'il est possible de grouper schématiquement en cinq catégories:

a) Deux hôtes intermédiaires obligatoires;
b) Deux hôtes intermédiaires dont le premier obligatoire et le second facultatif;
c) Un hôte intermédiaire obligatoire;
d) Un hôte intermédiaire facultatif;
e) Pas d'hôte intermédiaire; développement direct.

On observe d'autre part que les types de cycles énumérés correspondent à des groupes bien déterminés de Cestodes. Le type *a* aux Pseudophyllides, Tétrarhynchides, Haplobothriides et probablement aussi aux Diphyllides ainsi qu'aux Tétraphyllides de Sélaciens. Le type *b* se rencontre chez les Tétraphyllides d'eau douce et les types *c*, *d*, *e* chez les Cyclophyllides. Ces derniers sont considérés par les spécialistes comme étant les Cestodes les plus évolués et par conséquent les plus récents. Ils s'observent en effet exclusivement chez les Reptiles terrestres, les Oiseaux et chez les Mammifères.

Nous possédons aujourd'hui de très bonnes raisons pour penser que les Cestodes se sont développés parallèlement à leurs hôtes et que les formes les plus primitives de ces Vers doivent par conséquent se rencontrer chez les hôtes les plus archaïques.

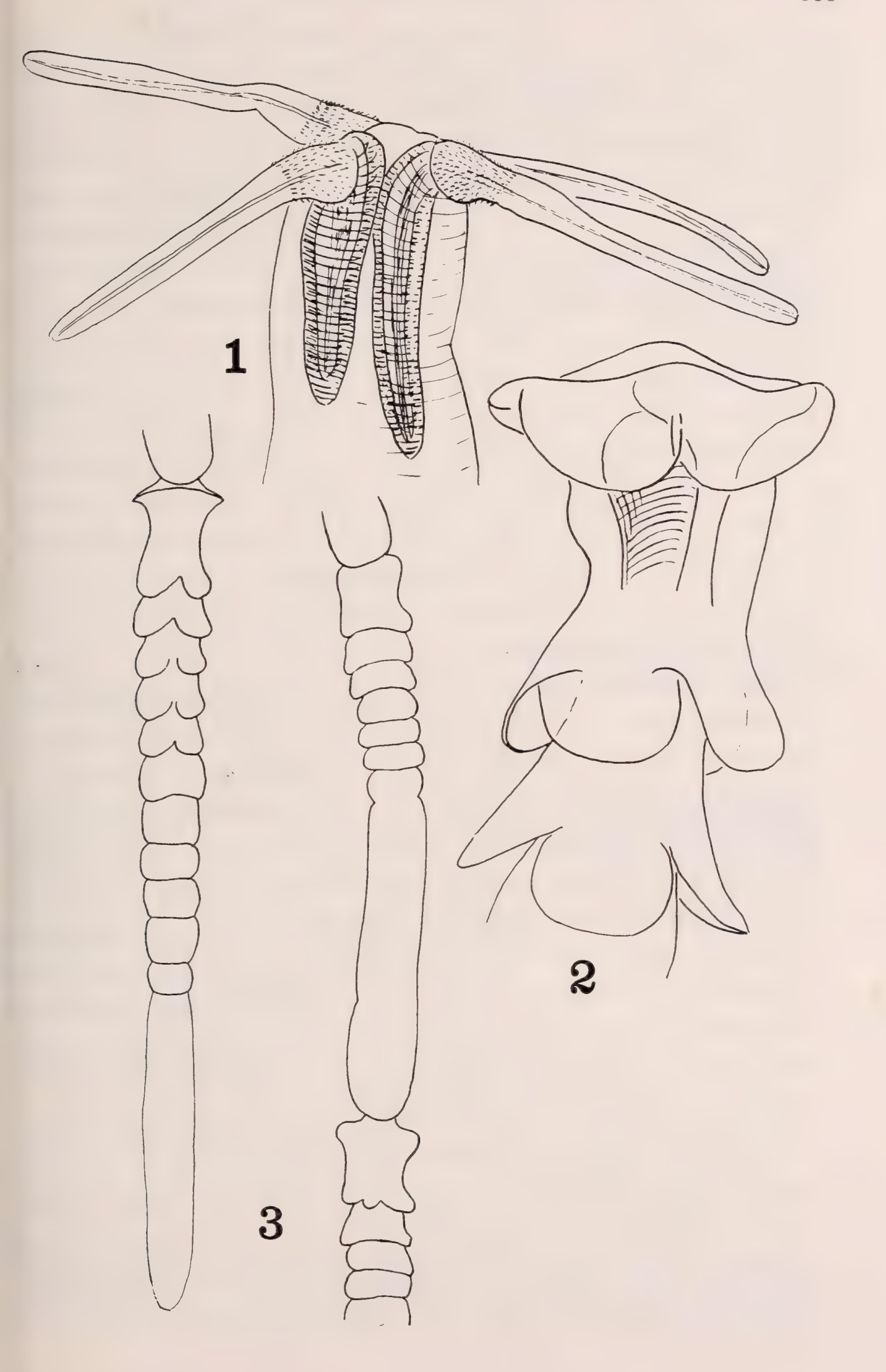
Les paléontologistes modernes, sur la base de très nombreux documents nouveaux, admettent que les Vertébrés ont pris naissance en eau douce et qu'ils ont ensuite émigré soit dans la mer soit sur terre. Les Sélaciens avec leur squelette cartilagineux ne sont plus considérés comme archaïques mais comme des formes partiellement néoténiques de Poissons osseux encore plus primitifs qu'eux. Il existe d'autre part un décalage considérable dans le temps entre le passage des Sélaciens et celui des Téléostéens dans la mer et qui permet d'expliquer pourquoi ces deux groupes hébergent aujourd'hui des faunes absolument distinctes de Cestodes.

Le problème que nous avons cherché à résoudre est celui de trouver parmi les Poissons actuels un descendant des espèces contemporaines de ces Poissons osseux archaïques qui héberge en même temps des Cestodes. Or le groupe des *Amioidea*, représenté aujourd'hui par le seul genre *Amia* et par l'unique espèce nord-américaine *A. calva*, représente un tel groupe. D'autre part, *Amia* héberge un Cestode dont la position systématique est toujours demeurée douteuse. La place nous manque ici pour entrer dans les détails de la structure anatomique du genre *Haplobothrium* mais il faut cependant en signaler les principales caractéristiques, notam-

---

Fig. 1-3.

Haplobothrium globuliforme Cooper. 1. Scolex montrant les quatre rostres armés d'épines à la base et pouvant être rétractés dans des poches individuelles; 2. Pseudoscolex qui s'est constitué à l'endroit ou le strobila secondaire s'est détaché du strobila originel; 3. Fragments du strobila originel montrant la différenciation de strobilas secondaires avec pseudoscolex (Orig.).


1
2
3

ment la disposition périphérique des glandes vitellogènes et la présence d'un scolex portant quatre trompes rétractiles dont la base est armée d'épines. Le strobila se scinde très rapidement en strobilas secondaires se détachant les uns des autres pour devenir autant de Vers indépendants dont le premier anneau, transformé en pseudoscolex, diffère peu du scolex des Pseudophyllides (fig. 1-3).

Au point de vue taxonomique, la disposition des glandes vitellogènes dans le proglottis est fondamentale. Périphériques chez les Pseudophyllides, Tétrarhynchides et les Diphyllides, elles sont partiellement latérales chez les Tétraphyllides de Sélaciens et exclusivement latérales ches les Tétraphyllides parasites de Vertébrés d'eau douce. Enfin, chez les Cyclophyllides, il n'existe qu'une seule glande vitellogène impaire, médiane. Chez *Haplobothrium* les glandes vitellogènes sont périphériques mais le scolex est dépourvu de pseudobothridies. Celles-ci cependant sont souvent formées, chez les Pseudophyllides, par deux simples dépressions de la région antérieure du Ver et chez les Tétrarynchides ainsi que chez les Diphyllides par des expansions foliacées plus ou moins évasées. Parmi les Tétraphyllides, les *Disculicipitidae*, parasites de Sélaciens, possèdent des glandes vitellogènes en périphérie ainsi qu'un scolex formé par un volumineux bouton terminal sans forme bien déterminée. Une disposition analogue se voit également chez les *Cephalobothriidae*, également parasites de Sélaciens, quoique ceux-ci possèdent au sommet du scolex une masse de cellules glandulaires en arrière de laquelle se trouvent quatre petites ventouses. De plus, les glandes vitellogènes montrent une tendance à se concentrer dans les champs latéraux du proglottis. De ce groupe nous dérivons d'une part les Tétraphyllides de Sélaciens dont le scolex présente une telle luxuriance d'appareils adhésifs et, de l'autre, les Tétraphyllides de Téléostéens d'eau douce, d'Amphibiens et de Reptiles aquatiques dont la morphologie du scolex est demeurée figée avec quatre ventouses. Ce groupe nous conduit tout naturellement aux Cyclophyllides de Reptiles terrestres, d'Oiseaux et de Mammifères.

En faisant état de ces données nous avons pu établir les relations phylogéniques illustrées ci-contre. Elles font ressortir en outre que tout le groupe des Pseudophyllides semble avoir évolué à part, indépendamment des autres Cestodes et que des représentants de ce groupe s'observent chez les Téléostéens marins et d'eau douce mais jamais chez les Sélaciens ! On pourrait donc conclure que la

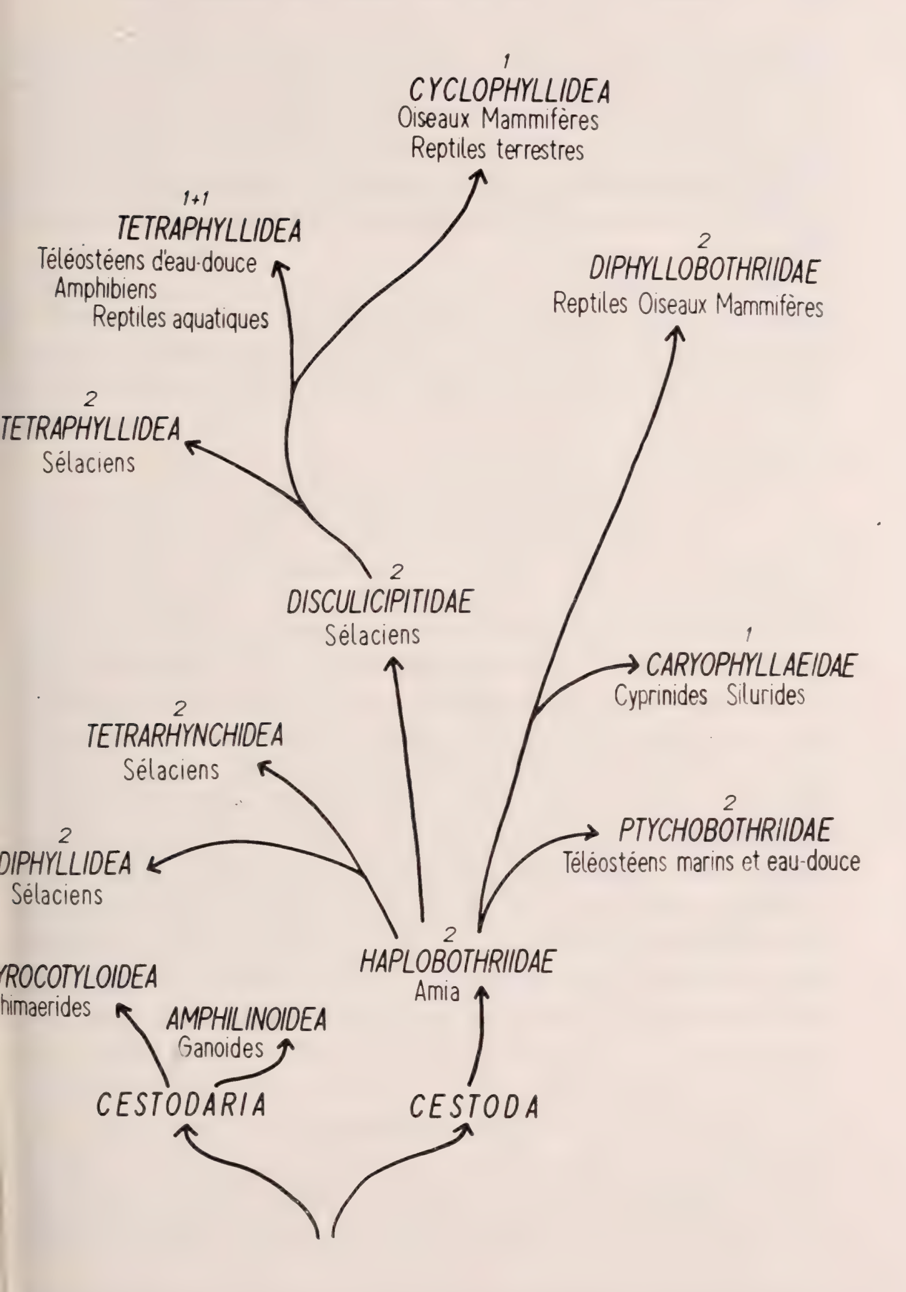


Tableau illustrant l'évolution des Cestodes par rapport à leurs hôtes. Les numéros indiquent le nombre d'hôtes intermédiaires dans le cycle évolutif (1+1 indique que le deuxième hôte est facultatif mais non indispensable).

différentiation des ancêtres des Pseudophylides actuels a eu lieu pendant le Paléozoïque mais après le passage en mer des ancêtres des Sélaciens actuels. La famille des *Caryophyllaeidae* doit également être fort ancienne puisqu'elle ne s'observe que chez les Cyprinoïdes et les Siluroïdes, deux groupes qui ont été séparés l'un de l'autre lors de la surrection de l'Himalaya, c'est-à-dire dans le Tertiaire inférieur.

Nous n'avons pas parlé ici des Cestodaires que nous considérons comme formant un groupe totalement distinct des Cestodes. Il faut voir là des termes ultimes de l'évolution de formes ancestrales qui ont certainement dû se détacher de très bonne heure de la souche commune; ce que vient encore confirmer leur présence chez les Chimaeroïdes et les Ganoïdes.

Si maintenant on examine les cycles évolutifs des groupes dont nous avons cherché à établir la phylogénie, nous trouvons que dès le départ, il y a deux hôtes intermédiaires et que le passage des Tétraphyllides marins aux formes d'eau douce a entraîné un raccourcissement du cycle évolutif dont le deuxième hôte est maintenant facultatif. Ce raccourcissement s'accentue encore chez les Cyclophyllides avec la disparition du deuxième hôte et parfois même, du premier hôte intermédiaire. Les Pseudophyllides, par contre, ont conservé deux hôtes intermédiaires même chez les Vertébrés terrestres. On observe cependant un raccourcissement du cycle chez les *Caryophyllaeidae* où il ressortit à une toute autre cause, puisque ces Vers ne sont que des larves néoténiques.

Enfin, partout où l'on trouve deux hôtes intermédiaires, les formes larvaires infestantes sont du type plérocerque ou plérocercoïde, tandis que les cysticerques et cysticercoïdes ne s'observent que dans les cycles à un seul hôte intermédiaire.

BIBLIOGRAPHIE

1947. ROMER, Alfred S. *Vertebrate Paleontology.* VIII + 687 p. 377 fig. Chicago.

1950. BAER, Jean G. *Ecology of animal parasites.* Urbana, Ill. (sous presse).

No 23. **V. Aellen,** Neuchâtel. — Un mégachiroptère nouveau: *Epomophorus reii* n. sp. (Avec une figure dans le texte)

Matériel. — Le matériel faisant l'objet de cette note préliminaire a été récolté par la Mission scientifique suisse au Caméroun, en 1947. Il appartient au musée d'histoire naturelle de La Chaux-de-Fonds.

No 1437, type: ♀ adulte; Rei Bouba (région de Garoua, Caméroun), 13 septembre 1947.
1436, ♀ jeune; même lieu, même date.
1438, ♂ jeune (sur la femelle No 1437).

Description. — *Epomophorus reii* est voisin de *E. gambianus* Ogilby et *E. angolensis* Gray. Les mesures externes correspondent aux mesures données pour *gambianus* par Andersen [1] et *angolensis* par Monard [2], à part celles de quelques segments alaires.

Le crâne est moins allongé que dans *gambianus*: la largeur zygomatique mesure plus de la moitié de la longueur totale du crâne. La longueur du palais est $2\,^1/_5$ fois la largeur mesurée des bords externes des molaires supérieures ($\overline{\text{M1-M1}}$); cette dernière mesure est plus grande que la longueur du palais postdentaire. Les diverses mesures sont comprises, pour la plupart, dans les limites que donne Andersen pour *E. crypturus* Peters. Les plis du palais sont disposés nettement autrement que chez les autres espèces du genre: le 4e pli palatal est plus près du 3e que du 5e, mais la distance du 4e au 5e n'est pas le double de celle du 3e au 4e. Le 4e pli n'est pas entièrement devant une ligne allant des bords antérieurs de $\overline{\text{M1-M1}}$: il est exactement entre les prémolaires postérieures ($\underline{\text{Pm4-Pm4}}$) et $\underline{\text{M1-M1}}$; son bord le plus avancé atteint le tiers de la longueur de $\underline{\text{Pm4}}$. Le 5e pli est très en arrière de la rangée dentaire. Le 6e est derrière le milieu du palais post-dentaire.

[1] Andersen, *Catalogue of the chiroptera in the collection of the British Museum*, 1912.
[2] Monard, *Contribution à la mammologie d'Angola et prodrome d'une faune d'Angola*. Arqu. Mus. Bocage, t. VI, Lisboa, 1935.

Le pelage n'a pas une coloration différente, dans ses traits essentiels, de celle des autres *Epomophorus :*

Faces supérieures : brun-roux, assez foncé vers l'arrière. Front plus clair. Touffes de poils blancs à la base des oreilles.

Côtés : joues et flancs comme le dessus, côté du cou nettement plus clair.

Faces inférieures : brun-jaunâtre clair. Poitrine comme les côtés du cou. Ventre blanc pur, tranchant nettement avec la couleur des flancs. Parties postgénitales de la couleur du dos.

Les poils de la gorge sont plus longs que le reste du pelage.

Les autres caractères sont ceux des espèces voisines.

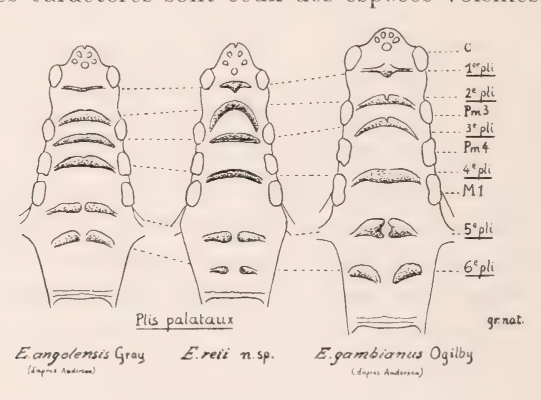


Fig. 1.

Disposition des plis palataux chez trois espèces du genre *Epomophorus* (grandeur naturelle).

Comparaison avec les espèces voisines. *Epomophorus reii* diffère des autres espèces du genre par les caractères suivants (femelles) :

de *crypturus* Peters.

Les mesures externes sont plus grandes, les mesures du crâne concordent à peu près. La distance du 3e au 4e pli palatal est plus petite que celle du 4e au 5e, alors que chez *crypturus* et *gambianus* elle est plus grande. Le 4e pli est situé entre les dents Pm4-Pm4 et M1-M1 au lieu d'être à côté de M1-M1. La longueur du palais est $2\frac{1}{5}$ fois celle mesurée des bords externes de M1-M1 (2 fois chez *crypturus*). Le rapport $\frac{\text{C-M1}}{\text{M1-M1}}$ est de 1,40 pour *reii* et 1,20 à 1,32

pour *crypturus*. *Epomophorus crypturus* habite le Zambèze et la vallée du Limpopo.

de *gambianus* Ogilby.

Les mesures externes sont semblables. Les mesures du crâne sont plus fortes chez *gambianus*. Pour l'arrangement des plis du palais, voir les différences signalées avec *crypturus*. La largeur zygomatique mesure plus de la moitié de la longueur totale du crâne, alors que dans *gambianus* cette largeur est plus petite. Chez *gambianus*, la longueur du palais est $2^{1}/_{3}$ à $2^{1}/_{4}$ fois celle mesurée des bords externes des molaires $\underline{\text{M1}}$; cette dernière mesure est plus petite que la longueur du palais postdentaire, alors qu'elle est plus grande chez *reii*. Le rapport $\frac{\text{rostre}}{\underline{\text{C-M1}}}$ [1] est de 1,05 chez *reii* et de 1,14-1,17 chez *gambianus*. L'indice digital (rapport du 3e doigt au 5e) est de 1,36 chez *reii* et de 1,31 à 1,32 chez *gambianus*. L'aire de répartition de *Epomophorus gambianus* comprend la zone s'étendant du Sénégal au sud de l'Abyssinie par la Sierra Leone, la Côte de l'Or, le Togo et la Nigéria.

de *angolensis* Gray.

Les mesures externes correspondent en gros. Les mesures du crâne ne sont pas comparables, car les auteurs ne donnent pas de séries complètes de mensurations de crânes de femelles: les quelques chiffres indiqués par ANDERSEN et MONARD conviennent à *reii*. Le 4e pli est à côté des prémolaires $\underline{\text{Pm4}}$, chez *angolensis*, au lieu d'être entre $\underline{\text{Pm4}}$ et $\underline{\text{M1}}$. Le 5e pli touche à une ligne joignant les dents $\underline{\text{M1}}$, alors qu'il est très en arrière de la rangée dentaire chez *reii*. Le 6e pli est au milieu du palais postdentaire et non en arrière du milieu comme dans *reii* ou *gambianus*. *Epomophorus angolensis* habite l'Angola et le Damara.

de *pousarguesi* Trouessart.

Les mesures externes et les mesures du crâne sont plus fortes chez *pousarguesi*, connu seulement par le type: une femelle. L'arrangement des plis palataux ne serait pas différent de celui des plis de *angolensis*. Comme chez *gambianus*, la largeur zygomatique est plus petite que la moitié de la longueur du crâne (elle est plus grande

[1] Rostre: du bord de l'orbite à l'extrémité des os nasaux.

Mesures externes	N° 1437 ♀ ad.	N° 1436 ♀ juv.
	mm	
Tête et corps . . .	144	130
Envergure forcée .	605	540
Oreille	25	23
Pied (griffes) . . .	25,1	23
Tibia	32,4	—
Avant-bras	82	75
Doigt 1	35,2	34
Métacarpe	12,5	13
Phal. 1 + griff. . .	22,7	21
Doigt 2	61	58,1
Métacarpe	42	38,9
Phalance 1	8,2	19,2 (Phal. 1 + Phal. 2 + 3 + griff.)
Phal. 2 + 3 + griff.	10,8	
Doigt 3	154,7	134,9
Métacarpe	61,9	54,4
Phalange 1 . . .	37	34
Phal. 2 + 3 . . .	55,8	46,5
Doigt 4	115,3	104,6
Métacarpe	57,5	51,1
Phalange 1 . . .	25,9	25,4
Phal. 2 + 3 . . .	31,9	28,1
Doigt 5	113,4	103,3
Métacarpe	59,2	51,9
Phalange 1 . . .	26,2	25,1
Phal. 2 + 3 . . .	28	26,3

Mesures du crâne	N° 1437 ♀ ad.	N° 1436 ♀ juv.
Longueur totale . .	50,5	47,2
Rostre	19	16,5
Palais	28	25,5
Bord palatal-occip. .	14,3	13,9
Palais postdentaire .	12,2	10,5
Largeur lacrymale .	12,9	—
Largeur interorbit. .	7,5	8,4
Largeur zygomatique	25,6	24,4
Largeur cérébrale .	17	16,8
Larg. $\underline{M1\text{-}M1}$ (ext. .	12,8	12,4
Larg. $\overline{C\text{-}C}$ (externe) .	9	8,5
Larg. fosse méso-ptérygoïde . . .	7,3	7,1
Rang. dent. $\underline{C\text{-}M1}$.	18	16,8
Long. de la mandib.	40	35,5
Rang. dent. $\overline{C\text{-}M2}$.	19,2	18,2

chez *reii*). Le rapport $\frac{C\text{-}M1}{M1\text{-}M1}$ est de 1,34 (1,40 chez *reii*) et le rapport $\frac{\text{rortre}}{C\text{-}M1}$ 1,11 (1,05 chez *reii*). L'indice digital est de 1,30. *Epomophorus pousarguesi* a été trouvé une seule fois dans le cours supérieur du Chari [1].

[1] D'après TROUESSART (Cat. Mamm., Suppl., p. 55, 1904), *E. pousarguesi* a été trouvé dans le cours supérieur du Chari, dans les environs du lac Tchad. Mais G. M. ALLEN (*A checklist of African mammals*, Bull. Mus. Compar. Zool. Harvard Coll., vol. LXXXIII, p. 56, 1939) donne comme habitat « Shari region, eastern Congo Belge ». En remontant à la source, on trouve des indications précises dans E. DE POUSARGUES (*Etude sur les Mammifères du Congo français*, Ann. Sc. nat. (8), Zoolog., t. 3, p. 253, 1896): « Dans la Grande Brousse, entre Yabanda et Mpoko. Je dois faire remarquer toutefois que la localité indiquée par M. J. DYBOWSKI, « entre Yabanda et Mpoko », située environ par 7° de latitude Nord et 17°50 de longitude Est, par conséquent dans l'Afrique centrale, est déjà très éloignée de la côte congolaise, et qu'elle ne se trouve même plus dans le bassin du Congo, mais dans celui du Chari, tributaire du lac Tchad. »

Le lieu de trouvaille de *E. pousarguesi* est donc bien: cours supérieur du Chari et non « eastern Congo belge ».

E. reii a été trouvé à environ 500 km. WNW du précédent.

Par l'arrangement de ses plis palataux, par ses rapports de diverses mesures crâniennes, notre espèce se montre intermédiaire entre *gambianus* (et *crypturus*) et *angolensis*.

La nouvelle espèce est dédiée à la ville de Rei, sur la rivière du même nom (affluent de la Bénoué), dans la région de Garoua (Cameroun).

Les mœurs ne sont malheureusement pas connues, les chauves-souris nous ayant été apportées par des indigènes.

N° 24. **Odette Libert,** Genève. — Elimination par l'urine des Stéroïdes Glucuronides chez des Rongeurs traités par l'urine de femme enceinte.

Introduction

Les travaux de l'école de Guyénot (1933-1946) ont établi que l'urine de femme enceinte contient deux facteurs gonadotropes, l'un actif sur la maturation folliculaire, par l'intermédiaire de l'hypophyse (facteur acmogène), l'autre agissant directement sur la formation du tissu lutéinique (facteur crinogène). Ce dernier est défini par l'apparition de la pseudo-lutéinisation du tissu théco-interstitiel dans l'ovaire de cobaye et son action peut être mesurée par la numération des noyaux dans les faux corps jaunes.

D'autre part, Guyénot, Ponse et Naville-Trolliet (1933, 1934, 1936) ont noté l'action masculinisante du facteur crinogène de l'urine de femme enceinte sur les femelles de Cobaye. C'est en cherchant à déterminer, avec K. Ponse et R. Dovaz, si cette action paradoxale se retrouve chez la Lapine, que nous avons été amenée à doser les stéroïdes urinaires chez des femelles de rongeurs traitées de cette façon.

Nous nous somme posé les questions suivantes:

1. Le tissu pseudo-lutéinique produit par l'action du facteur crinogène urinaire semble être en relation avec la masculinisation du clitoris. Secrète-t-il de la progestérone ou une

autre hormone stéroïde, à la fois masculinisante et progestative, et peut-on retrouver dans les urines de ces animaux les métabolites de cette hormone ?

2. L'action de l'U. F. E. sur la Lapine est très différente de ce que l'on observe sur la femelle de Cobaye, par suite de l'état différent des ovaires des femelles normales. Il y a vraie et fausse lutéinisation, parce qu'il y a normalement des follicules réceptifs à la vraie lutéinisation. L'ovaire a exactement l'aspect de celui d'une Lapine gravide ou pseudogravide. Quels seront, dans ce cas, les métabolites décelables dans l'urine ?

Technique.

1. *Préparation du prolan urinaire.* — Nous avons suivi la technique de Zondek (voir Ruffoni, Th. Sc. Biol. Genève, 1941, p. 13).

2. *Choix des animaux.*

a) C o b a y e s . Nous avons utilisé, soit des femelles impubères pesant de 170 à 200 gr., soit de jeunes femelles adultes pesant environ 300 grammes.

b) L a p i n e s . Les Lapines sont de jeunes adultes, pesant de 2 kg. à 2,500 kg.

3. *Dosages hormonaux.*

a) Dosage des Glucuronides Butylo-Solubles.

Nous avons employé la technique de M. F. Jayle et ses collaborateurs (1943, 1946), légèrement modifiée comme nous l'avons décrite dernièrement (1949). Cette méthode permet de doser la totalité des Glucuronides Butylo-Solubles ou GBS (anciennement appelés Stéroïdes Glycuronides Totaux ou SGT) et leur fraction acétono-insoluble ou PG (Prégnandiol-Glucuronide). Dans les mains de ses auteurs (1946, 1947, 1949), elle s'est montrée apte à mesurer, chez la Femme, l'ensemble du métabolisme intermédiaire des hormones stéroïdes possédant dans leur formule le squelette du Prégnane (Progestérone et Désoxycortico-stérone).

b) Dosage des 17 cétostéroïdes.

Nous avons utilisé la technique de Salter et Cahen, suivant la modification que nous avions mise au point avec M. F. Jayle (1947). Cette technique mesure l'ensemble des 17 cétostéroïdes, dérivant du métabolisme des stéroïdes androgènes d'origine testiculaire et cortico-surrénalienne ainsi que certains 2o-cétostéroïdes. L'élimination de ces métabolites urinaires est toujours considérablement augmentée dans les cas de tumeurs cortico-surrénaliennes et semble en rapport avec un tissu cortical actif (Jayle et Libert, 1947).

Résultats.

1. Des expériences préliminaires nous avaient montré qu'il est possible de déceler, chez le Cobaye comme chez la Lapine, des stéroïdes-glucuronides butylo-solubles et de doser séparément leur fraction acétono-insoluble (1949). Cependant, si l'élimination de ces groupes de stéroïdes est mesurable pendant la seconde partie du cycle chez le Cobaye (moyennes : GBS = 0,26 et PG = 0,14 mg/24 h. pour 8 cas), nous n'avons jamais pu les doser au cours du dioestre (7 animaux) ou de la période prépubérale (12 animaux). Ceci est tout à fait contraire aux résultats trouvés chez la Femme (M. F. Jayle et coll. 1943, 1949) et chez la Lapine (Libert, 1949, 1950) et pose un problème que nous nous proposons d'étudier par la suite. En effet, la progestérone semble bien être éliminée sous forme de GBS chez le Cobaye pendant les périodes actives, comme dans les autres espèces citées : les résultats de l'expérience montrent que la progestérone d'origine exogène, tout comme celle produite par le tissu lutéal, est éliminée sous cette forme. Il semble donc que, chez le Cobaye, les stéroïdes urinaires du type du prégnane dérivent bien du métabolisme de la progestérone mais pas de celui de la désoxycorticostérone.

Ceci posé, quel est le bilan hormonal des femelles de Cobaye traitées par l'urine de femme enceinte ?

Nous avons tout d'abord traité 3 femelles en fin de rut. Dans les 2 premiers cas, les animaux recevaient 10 cc. de prolan par jour pendant 6 et 7 jours consécutifs ; dans le troisième cas, la dose était de 3 cc. de prolan par jour pendant 5 jours. Dans tous les cas, la

première prise d'urine a lieu le jour de l'ouverture vaginale, et la première injection le lendemain. A l'autopsie, chacun de ces animaux présente une forte masculinisation du clitoris ainsi qu'une hépatisation plus ou moins forte de l'ovaire (pseudo-lutéinisation généralisée et corps jaunes du rut). Les résultats montrent que, en aucun cas, il n'y a eu d'augmentation des GBS, dont le taux est resté ce qu'il était avant le début du traitement, ou même, dans un cas a diminué.

Nous avons alors recommencé cette expérience avec des animaux impubères, en 2 lots de 3 femelles, de poids voisin et provenant, autant que possible, pour chaque lot, de la même portée. Nousvoulions éviter, en choisissant des femelles impubères, la formation de vrais corps jaunes. Dans la première série, les animaux ont reçu 3 cc. de prolan par jour pendant 5 jours et les urines ont été analysées durant des périodes de 5 jours, avant, pendant et après le traitement. En aucun cas, nous n'avons pu déterminer une quantité appréciable de GBS, alors que les animaux avaient réagi normalement à ces doses de prolan urinaire (aspect pseudo-lutéinique de l'ovaire sans corps jaunes).

Dans la deuxième série, nous avons alors dosé, en plus des stéroïdes-glucuronides, les 17-cétostéroïdes et nous avons constaté que leur élimination augmente notablement pendant le traitement et atteint 0,660 mg./24 h. La moyenne de 6 dosages faits par ailleurs sur des femelles impubères non traitées étant de 0,262 mg./24 h., l'augmentation de l'élimination est donc d'au moins 150% et semble due au tissu pseudo-lutéinique formé. Dans cette série comme dans la précédente, les GBS sont restés nuls pendant tout le traitement.

L'hormone élaborée par le tissu pseudo-lutéinique présent dans les ovaires de ces jeunes femelles (vérifié histologiquement pour chaque cas), est-elle donc différente de la progestérone élaborée par les corps jaunes véritables ?Il est encore trop tôt pour répondre à cette question, mais les résultats des expériences préliminaires que nous venons de décrire nous amènent à la poser, et nous nous proposons de l'étudier ultérieurement.

Un fait semble dès maintenant acquis, c'est que les métabolites de l'hormone pseudo-lutéinique sont, chez le Cobaye, différents de ceux de l'hormone lutéinique. Ceci concorde avec le fait, signalé par divers auteurs, que la progestérone pure n'est pas masculinisante.

2. L a p i n e . — Nous avons déjà signalé (1949) les résultats concernant 3 Lapines traitées par de très fortes doses d'urine de femme enceinte. Nous présentons 3 nouveaux animaux, traités simultanément par 10 cc. de prolan par jour pendant 10 jours. A l'autopsie de ces animaux, les ovaires sont énormes, avec de gros corps jaunes et l'aspect normal de l'organe au cours de la pseudo-gestation. Les cornes utérines montrent une très nette dentelle endométriale, caractéristique d'une forte action progestative. Les GBS sont passés de 0,315 mg./24 h. (3 jours précédant le traitement) à 1,425 mg./24 h. (10 jours du traitement). Leur fraction acétono-insoluble (PG) est passée respectivement de 0,210 mg/24 h. à 0,950 mg./24 h. Il y a donc eu une très forte augmentation de l'élimination des glucuronides (350%), augmentation semblable à celle que l'on observe au cours d'une gestation normale (350% à la troisième semaine) et due sans aucun doute à la progestérone élaborée par le tissu lutéinique ovarien. Nous avons en effet montré d'autre part (1949, 1950) que l'administration de Progestérone à des Lapines se traduit également par une augmentation de l'élimination urinaire des GBS et qu'il est possible, dans les conditions les meilleures, de récupérer ainsi, sous forme de GBS, environ 60% de la Progestérone administrée.

Ainsi, chez la Lapine, le tissu lutéinique produit par l'action crinogène de l'urine de femme enceinte élabore une hormone dont le métabolisme est identique à celui de la progestérone, soit au cours de la gestation, soit introduite en excès dans l'organisme normal par injections.

Conclusions.

Nous avons étudié le métabolisme intermédiaire des stéroïdes dérivés du Prégnane chez des Lapines et des Cobayes femelles soumises à l'action de l'urine de femme enceinte.

Les résultats préliminaires que nous présentons aujourd'hui montrent des différences notables chez ces deux espèces:

a) Nous n'avons pas retrouvé, chez la Lapine, la pseudo-lutéinisation théco-interstitielle étudiée dans l'ovaire de

Cobaye par E. Guyénot et ses collaborateurs et définissant l'action crinogène. L'ovaire de Lapine traitée par de fortes doses d'urine de femme enceinte a le même aspect que celui d'une femelle pseudo-gravide.

De plus, la Lapine ne présente aucune masculinisation du clitoris, même après une action prolongée de fortes doses (10 cc. par jour pendant 20 jours), contrairement à ce que Guyénot, Ponse et Naville-Trolliet avaient observé chez la femelle du Cobaye mais conformément à ce que Ponse et Dovaz ont vu sur la Lapine après de longs traitements par l'U. F. E.

b) Corrélativement, le bilan urinaire de ces mêmes animaux traités par l'urine de femme enceinte présente de grandes différences:

Les Glucuronides Butylo-Solubles, provenant du métabolisme de la Progestérone, sont fortement augmentés chez la Lapine subissant une action crinogène, alors qu'ils sont inchangés dans les mêmes conditions chez le Cobaye. Au contraire, dans ce dernier cas, les 17-céto-stéroïdes, qui mesurent l'intensité du métabolisme des hormones androgènes, sont notablement augmentés. Le Cobaye est cependant capable de métaboliser la progestérone, d'origine endogène et exogène, en GBS.

Il semble donc que, dans le cas du Cobaye, le tissu pseudolutéinique produit par l'action crinogène élabore une hormone différente de la progestérone, hormone ayant à la fois une activité progestative sur l'utérus et masculinisante sur le clitoris et dont les métabolites urinaires sont voisins de ceux de la testostérone et de la désoxycorticostérone ou d'un androgène différent, comme l'androstènedione.

AUTEURS CITÉS

1938. Guyénot, E.: C. R. Soc. Biol., *129*, 119.
1945. —— Experientia, *1*, 1, 1945.
1946. —— Rev. Suisse Zool., *53*, sup. 1.

1946. —— C. R. Ac. Sc., *222*, 976.
1941. —— et HELD, E. Rev. suisse Zool., *48*, 378.
1936. —— et NAVILLE-TROLLIET, I. Rev. suisse Zool., *43*, 415.
1941. —— et RUFFONI, A.: C. R. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève, *58*, 171.
1939. —— HELD, E. et PONSE, K.: Helv. Acta, 4, 1939.
1933. —— PONSE, K. et TROLLIET, I.: C. R. Sess. Ass. Fr. Av. Sc. Chambéry, p. 307.
1934. —— PONSE, K. et TROLLIET, I. C. R. Ac. Sc., *198*, 1830.
1935. HELD, E. et PONSE, K.: C. R. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève, *52*, 56.
1946. JAYLE, M. F. et LIBERT, O. Bull. Soc. Chim. Biol., *28*, 372.
1947. —— et LIBERT, O. Ann. Biol. Clin., *5*, 93.
1949. —— CREPY, O. et MESLIN, F. Ann. Endocrinol., *10*, 145.
1943. —— CREPY, O. et WOLF, P. Bull. Soc. Chim. Biol., *25*, 308.
1949. LIBERT, O. Arch. Sciences, *2*, 374.
1950. —— Sous presse aux « Acta Endocrinologica ».
1941. RUFFONI, A. Th. Sc. Biol., Genève.

Nº 25. **S. Rosin** und **R. Pfister**, Bern. — Zur Technik der Fixierung von Insektenlarven.

(Zoologisches Institut der Universität Bern.)

Ganze Insektenlarven können in unverletztem Zustand nicht gut fixiert werden, weil die Fixierungsflüssigkeiten sehr schlecht durch die Cuticula eindringen. Bei Drosophila-Larven von 2 mm Länge bis zum verpuppungsreifen, 4 mm langen Stadium gelingt aber nach folgendem Verfahren eine gute Fixierung unter Erhaltung der normalen Lage der innern Organe:

Die Larven werden mit Aether narkotisiert und auf einen Objektträger geleimt. Als Klebemittel dient hierbei Gummi arabicum, das als 25%ige Lösung in dünner Schicht auf die Objektträger gestrichen wird. Wenn die Leimschicht trocken ist, werden die feuchten, narkotisierten Larven aufgelegt. Sie kleben

sofort fest. Jetzt kann mit einer Mikroinjektionsspritze bequem Fixierungsflüssigkeit injiziert werden. Am einen Ende wird die Larve mit der Injektionsnadel angestochen. Vom andern Ende her wird dann soviel Fixierungsflüssigkeit injiziert, bis das ganze Tier gut durchspült ist. Zur Fixierung hat sich Bouin bewährt. Die Injektionsnadeln werden aus Glaskapillaren gezogen und mit Hilfe eines besonderen Halters direkt an einer ½ ccm-Spritze angesteckt. Nadeln von 60—80 μ Spitzendurchmesser eignen sich gut. Die Larven werden nach der Injektion noch für einige Stunden in Bouin gebracht und dann langsam über Alkohol, Amylacetat und Benzol in Paraffin übergeführt.

N° 26. **H. Gloor** und **P. S. Chen,** Zürich. — Über ein Analorgan bei *Drosophila*-Larven. Mit 2 Textabbildungen.

Aus dem zoologischen-vergl. anatomischen Institut der Universität Zürich[1].

Nach Eintauchen von *Drosophila*-Larven in verdünnte Silbernitratlösung kommt ein Organ färberisch zur Darstellung, das in ungefärbtem Zustand der Beobachtung leicht entgeht. Es handelt sich um zwei symmetrische, ventrolateral nahe dem Hinterende gelegene Platten, die sich in der ventralen Mediane berühren und den After zwischen sich einschliessen (Abb. 1). Im Bereich dieser Platten ist die Epidermis von besonderer Struktur, sodass es gerechtfertigt erscheint, von eigentlichen „Analorganen" zu sprechen. Die scharf abgegrenzten, charakteristisch geformten Platten färben sich je nach Dauer des Aufenthaltes in der $AgNO_3$-Lösung, Konzentration der Lösung und Intensität der Belichtung rot-violett bis schwarz. Die Analorgane konnten in ähnlicher Ausbildung bei den Larven aller untersuchten *Drosophila*-Arten in

[1] Ausgeführt mit Unterstützung der Karl Hescheler-Stiftung.

allen Larvenstadien nachgewiesen werden *(D. melanogaster, funebris, busckii, hydei, pseudoobscura, subobscura, ambigua)*, dagegen nicht bei *Calliphora*.

Da bei den Larven zahlreicher Wasserinsekten Körperanhänge vorhanden sind, die ebenfalls Silbernitrat reduzieren (Anal-

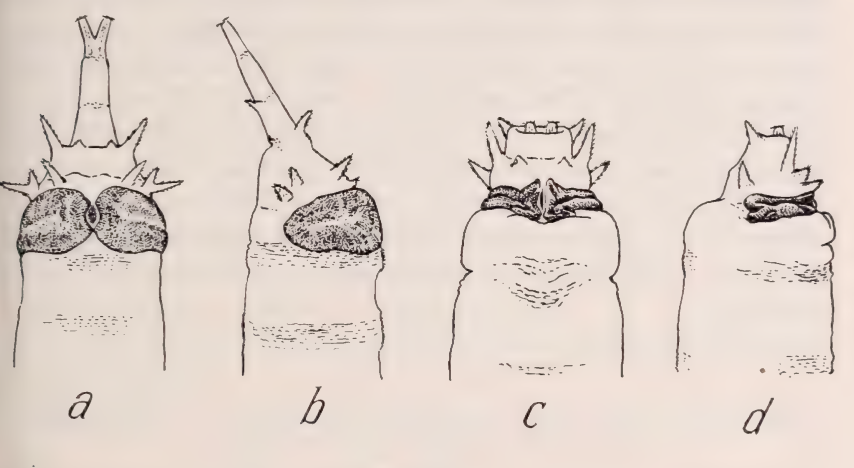


Abb. 1.

Analorgane von *Drosophila hydei* — Larven, mit Silbernitrat angefärbt. *a, b* Hinterende einer Larve mit den Analorganen in typischer Anordnung, Ventral-und Lateralansicht. *c, d* Hinterende einer Larve mit eingezogenen Analorganen und Stigmenröhren, Ventral- und Lateralansicht.

papillen), und für die in einzelnen Fällen nachgewiesen ist, dass sie im Salzhaushalt der Larven eine Rolle spielen [1], stellt sich die Frage nach der physiologischen Bedeutung dieser Analorgane bei *Drosophila*.

Die Organe präsentieren sich normalerweise in der in Abbildung 1 a und b dargestellten Weise. Bei Einwirkung von zu konzentrierten Lösungen (0,5—1% $AgNO_3$) können sie jedoch eingezogen werden, wodurch offensichtlich die mit der Lösung in direktem Kontakt stehende Oberfläche verkleinert wird (Abb. 1 c, d). Ob den Analorganen eine physiologische Bedeutung zukommt, liess sich zunächst einfach in der Weise prüfen, dass

---

[1] Vergl. Koch: The absorption of chloride ions by the anal papillae of Dipteran larvae. J. exper. Biol. 15, 1938.

das Verhalten von Larven beobachtet wurde, deren Organe mit Silber imprägniert worden waren. Die grosse Mehrzahl dieser Larven ging vor dem Eintreten der Verpuppung zugrunde. Einige allerdings verpuppten sich normal und lieferten normale Fliegen. Um festzustellen ob für die letale Wirkung der Silbernitratbehandlung tatsächlich das Analorgan verantwortlich ist, wurden ausgewachsene Larven von *Drosophila melanogaster* mit einer 1%igen $AgNO_3$-Lösung während zehn Minuten so behandelt, dass entweder nur das Vorderende oder nur das Hinterende in die Flüssigkeit eingetaucht war. Die Ergebnisse (Tab. 1) zeigen, dass die Sterblichkeit sehr viel grösser ist nach Behandlung des Hinterendes. Ob allerdings der Effekt auf einer Blockierung des Analorganes beruht, oder ob dieses Organ als Pforte für das Eindringen des Giftes dient, lässt sich auf Grund des Versuches nicht entscheiden.

TABELLE 1.

Ergebnis lokaler Behandlung verpuppungsreifer Larven von D. melanogaster mit Silbernitratlösung (1%, 10 Minuten).

Vorderende behandelt		Hinterende behandelt	
Anzahl Larven	Prozent Fliegen	Anzahl Larven	Prozent Fliegen
268	86%	289	14%

Es scheint, dass die nicht hundertprozentige Sterblichkeit der Larven nach Behandlung des Hinterendes mit dem Entwicklungsstadium der Larven im Zusammenhang steht. Larven, die sich unmittelbar vor der Puparisierung befinden, sind wahrscheinlich weniger empfindlich. Eine Behandlung kurz nach der Puparisierung hat keinen letalen Effekt mehr. Das Analorgan lässt sich zwar noch imprägnieren, aber es ist infolge der Kontraktion der Haut stark zusammengeschrumpft.

Es war nun zu untersuchen, ob dem Analorgan tatsächlich eine physiologische Funktion im Zusammenhang mit der Salzregulation zukommt. Aus technischen Gründen war es naheliegend, das Verhalten der Chloridionen als Beispiel zu

wählen. Die Chlorid-Bestimmungen wurden auf Grund des MOHR'schen Verfahrens nach einer Semi-Mikromethode vorgenommen, indem für jede Titration die Blutflüssigkeit von 25 bis 50 Larven verwendet wurde.

Eine Prüfung des Verhaltens normaler Larven ergab folgendes: Der Chlorid-Gehalt normaler Larven-Haemolymphe beträgt ca. 0,24%. Die Chlorid-Konzentration im Blut sinkt nach 12-stündigem Aufenthalt in destilliertem Wasser auf 0,15%, und steigt in 20%iger Kochsalzlösung auf 0,47% (Tab. 2). Der Chlorid-Gehalt der Haemolymphe ist also bis zu einem gewissen Grade von der Salzkonzentration der umgebenden Flüssigkeit abhängig. Die normale physiologische Konzentration der Haemolymphe wird nur solange regulatorisch aufrechterhalten, als die Kochsalz-Konzentration in der umgebenden Flüssigkeit zwischen 0,5% und 5% liegt. Diese Regulation versagt erst, wenn die Konzentration 0,5% unterschreitet oder 5% übersteigt, wie ebenfalls aus Tabelle 2 zu entnehmen ist.

TABELLE 2.

Chlorid-Gehalt der Haemolymphe normaler Larven (D. melanogaster) nach 12-stündigem Aufenthalt in hypotonischen und hypertonischen Lösungen.

Versuchs-Medium	Chlorid-Gehalt der Haemolymphe	Aenderung des Chlorid-Gehaltes in % der Ausgangskonzentration
Dest. Wasser	0,15%	—37,5%
Brunnenwasser	0,17%	—29,1%
0,5% NaCl	0,22%	— 8,3%
1,0% »	0,23%	— 4,2%
1,5% »	0,24%	0,0%
2,0% »	0,23%	— 4,2%
5,0% »	0,24%	0,0%
10,0% »	0,39%	+ 62,5%
20,0% »	0,47%	+ 95,8%

Um nun über eine eventuelle osmoregulatorische Funktion der Analorgane Auskunft zu erhalten, wurde folgende Versuchsanordnung gewählt: Es wurde bei ausgewachsenen Larven entweder das Vorderende oder das Hinterende mit Silbernitrat behandelt. Anschliessend kamen die Larven

für 10 Stunden in stark hypotonische (0,1%) Kochsalzlösung. Die Bestimmung des Chlorid-Gehaltes bei Abschluss des Versuches (Tab. 3) ergab für die am Vorderende behandelten Larven eine leichte Abnahme der Chlorid-Konzentration in der Haemolymphe, wie nach den Versuchen mit unbehandelten Larven (Tab. 2) zu erwarten war. Die am Hinterende behandelten Larven zeigten dagegen eine sehr starke Senkung des Chlorid-Gehaltes der Haemolymphe. Gleichzeitig war die Sterblichkeit nach Behandlung des Hinterendes bedeutend höher.

TABELLE 3.

Chlorid-Gehalt der Haemolymphe ausgewachsener Larven (D. melanogaster), die entweder am Vorderende oder am Hinterende mit $AgNO_3$-Lösung (1,7‰ während 10 Minuten) behandelt und anschliessend für 10 Stunden in 0,1‰ige NaCl-Lösung gebracht worden waren.

Vorderende behandelt			Hinterende behandelt	
	Chlorid-Gehalt der Haemolymphe	Sterblichkeit in Prozent	Chlorid-Gehalt derHaemolymphe	Sterblichkeit in Prozent
	0,212%	3,7	0,079%	29,0
	0,219%	3,7	0,065%	30,0
	0,200%	1,7	0,097%	29,0
	0,225%	3,6	0,065%	31,1
Mittel:	0,214%	3,2	0,076%	29,8

Aus diesen Ergebnissen muss geschlossen werden, dass die Funktion der Analorgane mit dem Salzstoffwechsel zusammenhängt. Vermutlich sind diese Organe befähigt, aus dem umgebenden wässerigen Medium Ionen aufzunehmen. In diesem Zusammenhang ist bemerkenswert, dass M. WHEELER[1] nach Verabreichung von radioaktivem Jod an *Drosophila*-Larven eine besonders hohe Konzentration des Jods in der Cuticula der Analregion fand, unter der auffallend grosse Hypodermiszellen liegen. Die Region dieser Zellen dürfte identisch sein mit den hier beschriebenen Analorganen, die durch grosse kubische Hypodermiszellen charakterisiert sind (Abb. 2). Bei

[1] The iodine metabolism of *Drosophila gibberosa* studied by means of radioiodine I^{131}. Proc. National Acad. Sciences 33, 1947.

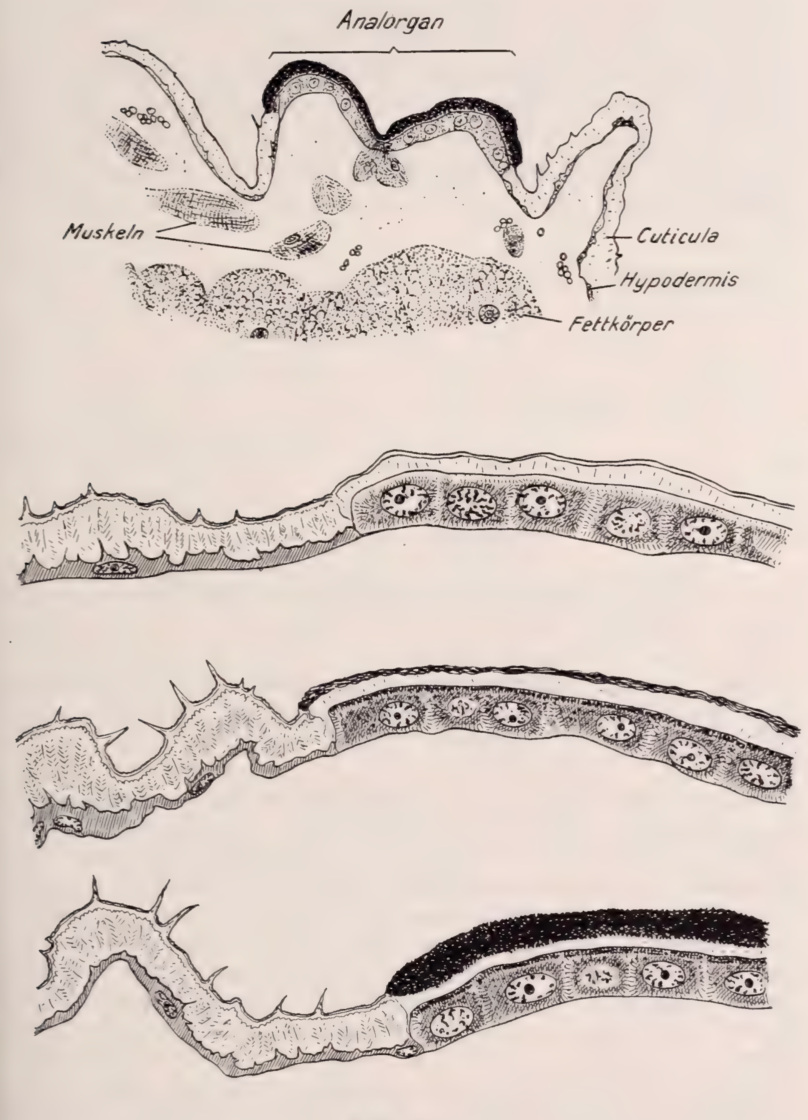


Abb. 2.

Mikroskopische Präparate von Analorganen (Bouin; Haemalaun) in leicht schematisierter Darstellung. *a* lateraler Sagittalschnitt durch die Analregion einer mit Silbernitrat behandelten Larve (*D. melanogaster*) Vergr. 150 ×. *b*, *c*, *d* Ausschnitte bei stärkerer Vergrösserung (*D. pseudoobscura*), links Hypodermis und Cuticula ausserhalb des Analorgans, rechts Analorgan. Vergr. 340 ×. *a* normale Larve, *b* nach schwacher, *c* nach kräftiger Silbernitrat-Behandlung.

Behandlung mit Silbernitrat entstehen im Plasma dieser Zellen dunkle Granula, und zwar deutlich gehäuft in einem an die Cuticula angrenzenden Plasmasaum (Abb. 2 c, d). Besonders auffallend und tiefschwarz gefärbt ist aber eine äussere Zone der im Bereich des Analorganes verdünnten Cuticula, die nach kräftiger „Imprägnation" eine dicke schwarze Kruste von Niederschlägen ansetzt (Abb. 2a, d).

Nº 27. **A. Bretscher,** Bern. — Experimentelle Unterdrückung der Polydactylie beim Hühnchen. (Mit 1 Textabbildung und 1 Tabelle.)

Aus dem Department of Genetics der Universität of Connecticut (U. S. A.) undder Abt. für Zoophysiologie, Zool. Institut der Universität, Bern[1].

Ein normaler Hühnerfuss hat vier Zehen: I, II, III und IV (Abb. *a*). Der polydactyle Fuss der Dorking-Rasse hat eine Zehe mehr (Abb. *b*).

Darwin (1868) erblickte in der Polydactylie einen Atavismus, einen Rückschlag auf eine vielzehige Ahnenform. Diese Hypothese wurde von M. Kaufmann-Wolf (1908) für das Houdanhuhn widerlegt, indem sie zeigen konnte, dass sich die Anlage der überzähligen Zehe aus der I. Zehe abspaltet. Die überzählige Zehe kann also nicht der V. homolog sein. Der Houdanfuss besteht somit aus den Zehen I', I, II, III, IV. Da nach Warren (1944), Taylor und Gunns (1947) die Polydactylie sämtlicher bekannter polydactyler Hühnerrassen durch das gleiche Gen bedingt ist, so dürfte dieser Beweis für die Hühner allgemein gelten.

Weitere Hypothesen suchen die Polydactylie zu erklären durch eine Vergrösserung der Masse des Beinblastems (C. H. Danforth, 1919 und 1947 bei Huhn und Katze, ferner S. Wright, 1934 und 1935 und J. P. Scott, 1937 beim Meerschweinchen, in Verbindung mit der atavistischen Auffassung) oder aber durch eine Verdoppelung des Beinfeldes (M. L. Gabriel, 1946 beim Huhn).

[1] Teilweise ausgeführt mit Arbeitsbeschaffungsbeiträgen des Bundes zur Förderung der wissenschaftl. Forschung.

Problemstellung

Da es feststeht, dass an der Entwicklung normaler Beine sicher mindestens zwei Faktoren massgebend beteiligt sind, nämlich die Masse des Blastems (A. Bretscher 1949) und die apicale Epidermisleiste (J. W. Saunders 1948), so liegt es nahe, die Rolle zu prüfen, welche diese beiden Faktoren beim Zustandekommen der Polydactylie spielen.

In der vorliegenden Arbeit wurde der Faktor „Blastemgrösse" experimentell verändert, indem die Beinknospen durch Colchicinbehandlung verkleinert wurden (Resorption von Zellen, die in der Mitose gestopt wurden). Die Leistungen dieser reduzierten Blasteme lassen erkennen, dass die Blastemgrösse nicht allein für die Entstehung der Polydactylie verantwortlich ist.

Material und Methode

Zu den Versuchen wurden Embryonen der (polydactylen) Dorkingrasse verwendet. Die Eier stammen aus der Zucht des Dep. of Genetics der University of Connecticut [1]. Die Eier wurden 4 Tage lang bebrütet; hierauf wurde 1 ccm Eiweiss abgesogen, um den Embryo von der Schale zu entfernen. Ein Fenster wurde gesägt und der Embryo durch öffnen von Schalenhaut und Amnion freigelegt. Ein kleines Filtrierpapierstückchen wurde mit Colchicin-Lösung getränkt und auf die Beinknospe gelegt. Diese wurde lateral leicht angestochen, um dem Colchicin das Eindringen zu erleichtern. Durch diese Behandlungsart wurden die Knospen als Ganzes betroffen (M. L. Gabriel 1946 und A. Bretscher 1949). (Angestochene Beinknospen, mit physiol. NaCl-Lösung behandelt, entwickelten sich völlig normal.) Hierauf wurde das Fenster provisorisch mit Cellophan-Klebestreifen verschlossen. Nach einer halben Stunde wurde das Filtrierpapier entfernt, das Ei endgültig mit Cellophanklebestreifen verschlossen und 10 Tage lang weiterbebrütet.

Es wurden Colchicin-Konzentrationen zwischen 1:1000 und 1:10'000 verwendet, das sind Konzentrationen in der Nähe der letalen Grenze.

Der Erfolg der Behandlung wurde am formalin-fixierten 14-tägigen Embryo gemessen. Das behandelte Bein wurde mit dem unbehandelten Bein des gleichen Embryos verglichen.

Die Filtrierpapiermethode hat den Nachteil, dass etwas Colchicin in die Amnionflüssigkeit hinaus diffundiert. Dies erklärt die hohe

[1] Den Herren Proff. W. Landauer & E. Zwilling sei an dieser Stelle für Material und ihre sehr wertvollen Ratschläge herzlich gedankt.

Letalität. Ein Vergleich mit unbehandelten Kontrollen zeigt jedoch dass dieses ausgetretene Colchicin an den Beinen der Ueberlebenden keine nach 14 Tagen messbaren Schädigungen bewirkt.

Diese Filtrierpapiermethode ist wesentlich einfacher als die Agarmethode von M. L. Gabriel (1946) und eher günstiger. Andere Methoden wie Injektion oder Einführen von Colchicinkriställchen in die Beinknospe, bewährten sich nicht.

Im Ganzen wurden 140 Dorking-Embryonen behandelt. 63 Tiere überlebten die Behandlung nicht. Todesursachen waren: Colchicin, Infektion, zerrissene extraembryonale Blutgefässe.

Reduktion der Zehenzahl

Die Behandlung bewirkt häufig eine Verkürzung der Beinabschnitte, ferner oft eine Reduktion der Zehenzahl. Tabelle I gibt einen Ueberblick über die Reduktionstypen und ihre Häufigkeit. Die Zehen wurden nach Phalangenzahl und gegenseitiger Stellung identifiziert.

Tabelle 1.

Erfolg der Behandlung.

Typ.	Zahl d. Fälle	Phalangenformel	Zehen	Abb.
5–Zeher	55	3 2 3 4 5	I′, I, II, III, IV	*b* & *c*
4–Zeher	17 { 2 15	2 3 4 5 [1] 3 3 4 5 [1]	I, II, III, IV I′, II, III, IV	(*d*, *e*) *f*
3–Zeher	2	3 4 5	II, III, IV	*g*
2–Zeher	1	4 5 ?	III, IV ?	—
1–Zeher	1	5	IV	*h*
Bein vollständig unterdrückt	1	—	—	—
Total	77			

[1] Mangelhafte Expressivität der Polydactylie, was hin und wieder auch bei unbehandelten Dorkings vorkommt. Beide Tiere weichen auch im Kontrollfuss vom normalen Dorkingtyp ab, eines war z. B. 4-zehig mit den Phalangenzahlen 2 3 4 5, was dem Normaltyp (Leghorn) entspricht.

[2] Unterdrückung der Polydactylie.

Der normale Hühnerfuss (Leghorn) hat die Phalangenzahlen 2 3 4 5 (Abb. b). Bei den 4-zehigen Füssen der behandelten Dorkings kommen zwei Typen vor: einer mit der Phalangenformel 2 3 4 5, der dem normalen (Leghorn-) Typ entspricht und auf mangelhafter Expressivität beruht. Da solche Typen auch bei unbehandelten Dorkings hin und wieder vorkommen, sei hier nicht näher darauf eingetreten.

Weitaus häufiger (15 von 17 4-Zehern) ist der Reduktionstyp mit der Phalangenformel 3 3 4 5 (Abb. f). *Ist nun die Dorkingzehe (= I′, mit 3 Phalangen) oder die normale 2-gliedrige I. Zehe unterdrückt worden?* (Leider sitzen diese beiden Zehen stets auf dem gleichen Metatarsale, so dass auf diesem Wege die Unterscheidung unmöglich ist.) Nimmt man an, dass die Dorkingzehe (I′) reduziert sei, so müsste man Hyperphalangie bei der I. Zehe annehmen. Hyperphalangie der I. Zehe als schwächste Manifestation der Polydactylie wird beschrieben, doch glaube ich, dass in diesen Fällen die überzählige Zehe (I′) für die I gehalten wurde (vgl. auch Warren 1944).

Die Auffassung, dass die I. Zehe ausgefallen sei, scheint mir wahrscheinlicher. Es sprechen folgende Gründe dafür:

1. Die noch vorhandene Zehe ist 3-gliederig.

2. Die 1. Zehe ist auch beim normalen 4-zehigen (Leghorn-) Embryo relativ leicht zu reduzieren (Bretscher unveröff. und Gabriel, 1946).

Unter den behandelten Füssen befinden sich einige, auf deren tibialer Seite zwischen den beiden 3-gliedrigen Zehen ein kleines Knochenrudiment sitzt, offenbar ein Ueberrest der äusserlich vollständig reduzierten I. Zehe (Abb. d und e). Aehnliche Varianten finden sich auch bei K. Matthias (1911) und D. C. Warren (1944). Landauer (1948) zeigt eine Reihe von Uebergängen vom 4-zehigen Fuss mit Hyperphalangie der I. (?) Zehe bis zum normalen Dorkingtyp mit 5 Zehen (vgl. auch Abb. c). Die (polydactylen) 5-Zeher und die hyperphalangen 4-Zeher sind ferner nach Warren (1944) und Landauer (1948) nur verschiedene Expressivitätsgrade ein und desselben Hauptgens.

Bei der Mäusemutante «*hemimelia tibiae*» [1] (= luxate = lx)

[1] Zeichnet sich durch Polydactylie u. Fehlen der Tibia aus.

fand Carter (briefl. Mitteilung), dass die Zehe I. bei verschiedenen Expressivitätsgraden vor den überzähligen Zehen reduziert wird und oft nur als kleines Skelettrudiment festzustellen ist.

Auch Gabriel (1946) erhielt durch Colchicinbehandlung polydactyler Hühnerembryonen 4-zehige Füsse. Er bezeichnet sie als „Leghorntyp" (?), gibt aber leider nicht an, wieviele Phalangen die rückwärts gerichtete Zehe des reduzierten Fusses hat. Gabriel arbeitete z.T. mit dem gleichen Material wie ich.

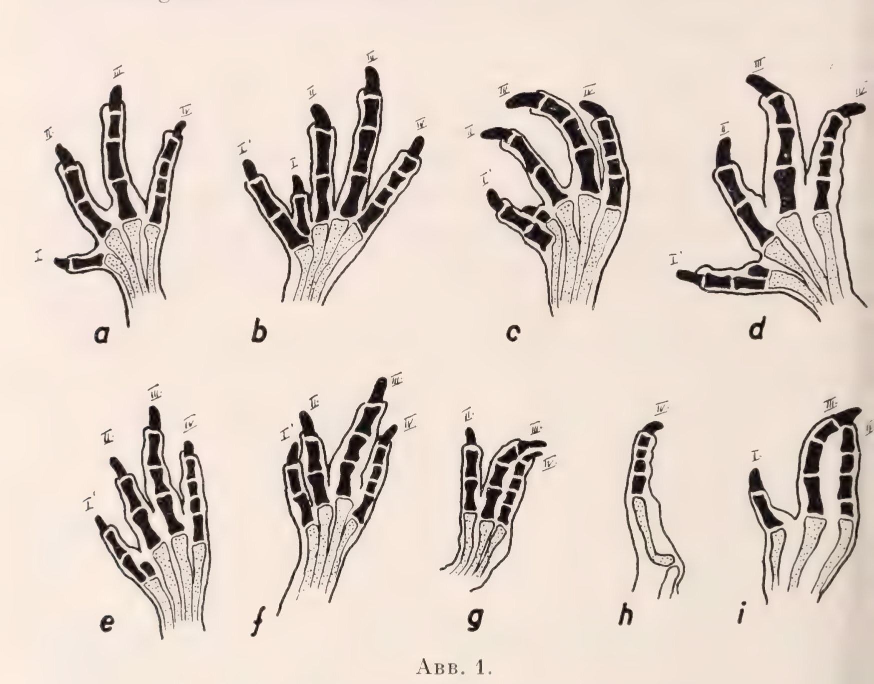


Abb. 1.

Reduktionstypen des Dorkingfusses (14-tägig).

a) Unbehandelter, normaler Grundtypus des Hühnerfusses (Leghorn).

b) Unbehandelter Dorkingfuss. Polydactyl.

c) — h. Dorkingfüsse, die als 4-tägige Anlage mit Colchicin behandelt wurden

c) 5-Zeher mit geringer Unterdrückung der I. Zehe.

d) und *e*) 4-Zeher, bei denen die I. Zehe nur noch als kleines, äusserlich nicht sichtbares Rudiment vorhanden ist.

f) 4-Zeher: Die I. Zehe ist vollständig unterdrückt.

g) 3-Zeher: Die Zehen I und I′ fehlen.

h) 1-Zeher: Nur noch IV. Zehe ausgebildet.

i) Leghorn-Fuss (normal = 4-zehig), bei dem am 4. Tage ein Teil der apicalen Epidermisleiste weggeschnitten wurde. Mittelständige Reduktion, Zehe I fehlt.

Zusammenfassend lässt sich über die Reduktionsfolge des Dorkingfusses folgendes aussagen:

Es scheint sehr wahrscheinlich, dass die I. Zehe zuerst reduziert wird. Dann folgt die überzählige Zehe I'. Unter meinem Material finden sich zwei solche Fälle: 3-Zeher mit der Phalangenzahl 3 4 5 (Abb. g). Dies entspricht Zehe II — IV. Bei dem einzigen 2-Zeher sind wahrscheinlich noch die III. und die IV. Zehe vorhanden, doch ist die Identifizierung sehr schwierig. Dagegen ist der einzige 1-Zeher anhand der Phalangenzahl wiederum sicher einzuordnen. Die übrig gebliebene Zehe ist die IV (Abb. h).

Der Dorkingfuss hat also die Reduktionsfolge

I I' II III IV

Vergleichend-morphologisch lässt sich innerhalb der Klasse der Vögel die Zehenreduktionsfolge (V.) I, II, III feststellen (Bretscher 1947). Die experimentell beim Dorkingfuss erzielte Reihe stimmt also damit überein, nur wird die Folge unterbrochen von der überzähligen Zehe I'.

Ueber die Polydactylie bedingenden Faktoren beim Hühnchen

Beruht die Polydactylie auf einer Vergrösserung des Beinblastems?

In der Regel werden bei den Wirbeltieren die randständigen Zehen (bzw. Finger) zuerst reduziert. Für die Amphibien, insbesondere für *Xenopus* wurde bewiesen, dass diese Reduktionsart bedingt ist durch Verkleinerung der Masse des Beinblastems (Bretscher 1949). Das gleiche gilt auch für gewisse Vogeltypen, z. B. für den normalen 4-zehigen Hühnerfuss (Leghorn-Typ). (Bretscher unveröff.). Wenn die Hypothese, dass die Polydactylie nur durch eine Blastemvergrösserung bedingt sei, zuträfe, dann müsste die experimentelle Verkleinerung des polydactylen Blastems durch Colchicin zu dem 4-zehigen Grundtypus mit der Phalangenformel 2 3 4 5 führen. Beim (polydactylen) Dorkingfuss ist dies jedoch nicht der Fall, denn die Reduktion greift hier nicht am Rande an (Zehe I'), sondern erfasst zuerst die nicht randständige Zehe I. Vermutlich ist demnach die Polydactylie nicht einfach auf eine Vergrösserung der Masse des Beinblastems zurückzuführen (vgl. Danforth 1919 und 1947).

Ausser der Blastemgrösse kontrolliert beim Hühnchen noch ein anderer Faktor die Zehenzahl: die apicale Epidermisleiste. (SAUNDERS 1948). Wird diese am 4. Tage teilweise entfernt, so lassen sich einzelne, je nach Ort des Eingriffes auch mittelständige Zehen unterdrücken (vgl. Abb. i) (BRETSCHER unveröff.). Gleiche Reduktionsmuster wie nach Entfernung der Apicalleiste kommen auch als Norm bei gewissen Säugern (*Nycticebus* z. B.), ferner aber auch als erbliche Anomalien vor: Spalthand und -fuss bei Mensch und Gibbon, hin und wieder bei der Mutante „wingless" des Haushuhnes (ZWILLING 1949). ZWILLING konnte für „wingless" nachweisen, dass bei dieser Mutante die apicale Epidermisleiste früher oder später, ganz oder teilweise, ausfällt.

Wir sehen also, dass Beinform und Zehenzahl als komb. Einheitsleistung (LEHMANN 1933) der apicalen Epidermisleiste (SAUNDERS 1948) und der Blastemmasse (BRETSCHER 1949) zustande kommt.

Auf Grund der erwähnten Tatsachen lässt sich vermuten, dass eine Anomalie (morphologische oder physiologische Hypertrophie) der Epidermisleiste dafür verantwortlich ist, dass die Polydactylie überhaupt auftritt. Dagegen bestimmt die Masse des Beinblastems, wie stark die Missbildung ausgebildet wird, was durch Eingriffe bewiesen wird, die die Zellvermehrung behindern. Dies kann durch Kältebehandlung (STURKIE 1943), Insulininjektion in den Dotter (LANDAUER 1948) und Colchicin (GABRIEL 1946 und vorliegende Arbeit) geschehen, wodurch die Polydactylie unterdrückt oder in Hyperphalangie umgewandelt wird. Das bei der Polydactylie ohnehin gestörte Gleichgewicht zwischen den beiden Faktoren dürfte die grosse Variabilität dieser Missbildung erklären. Ich bin mir bewusst, dass diese Hypothese, die Polydactylie sei auf eine Anomalie der apicalen Epidermisleiste zurückzuführen, eine Extrapolation ist, die vom vorhandenen Material nur angeregt, nicht aber bewiesen wird. Doch lässt sich diese Vermutung experimentell nachprüfen.

LITERATUR

947. Bretscher, A. *Reduktion der Zehenzahl bei Xenopus-Larven nach lokaler Colchicinbehandlung.* Rev. suisse Zool. 54.

949. —— *Die Hinterbeinentwicklung von Xenopus laevis Daud. und ihre Beeinflussung durch Colchicin.* Rev. suisse Zool. 56.

919. Danforth, C. H. *The developmental relations of brachydactyly in the domestic fowl.* Am. J. Anat. 25.

947. —— *Morphology of the feet in polydactyl cats.* Am. J. Anat. 80.

946. Gabriel, M. L. *The effect of local applications of colchicine on Leghorn and polydactylous chick embryos.* J. exp. Zool. 101.

908. Kaufmann-Wolf, M. *Embryologische und anatomische Beiträge zur Hyperdactylie (Houdanhuhn).* Morph. Jahrb. 38.

948. Landauer, W. *The phenotypic modification of hereditary polydactylism of fowl by selection and by insulin.* Genetics 33.

933. Lehmann, F. E. *Das Prinzip der kombinativen Einheitsleistung in der Biologie, im besondern in der experimentellen Entwicklungsgeschichte, und seine Beziehung zur Gestalttheorie.* Biol. Zentralblatt 53.

911. Matthiass, C. *Die Varianten der Hyperdactylie beim Huhn.* Sitz. ber. und Abhandl. Nat. forsch. Ges. Rostock Bd. 3.

948 Saunders, J. W. *The proximo-distal sequence of origin of wing parts and the role of the ectoderm.* J. exp. Zool. 108.

937. Scott, J. P. *The embryology of the Guinea pig. III. The development of the polydactylous monster. A case of growth accelerated at a particular period by a semidominant lethal gene.* J. exp. Zool. 77.

943. Sturkie, P. D. *Suppression of polydactyly in the domestic fowl by low temperature.* J. exp. Zool. 108.

947. Taylor, W. L. und Gunns, C. A. *Diplopodia: a lethal form of polydactyly in chickens.* J. Hered. 38.

944. Warren, D. C. *Inheritance of polydactylism in the fowl.* Genetics 29.

934. Wright, S. *An analysis of variability in number of digits in an inbred strain of Guinea pigs.* Genetics 19.

935. —— *A mutation of the Guinea pig, tending to restore the pentadactyl foot when heterozygous, producing a monstrosity when homozygous.* Genetics 20.

949. Zwilling, E. *The role of epithelial components in the developmental origin of the „wingless" syndrome of chick embryos.* J. exp. Zool. 111.

No. 28 **P. Tschumi,** Bern. — Über den Werbetanz der Bienen bei nahen Trachtquellen und seine richtungsweisende Bedeutung. Mit 4 Textabbildungen.

Aus dem zoologischen Institut der Universität Bern.

Seit mehreren Jahrzehnten schon ist es bekannt, dass die Bienen im Stock auf den Waben oft sonderbare Tänze aufführen. Die Bedeutung dieser Tänze wurde aber erst in den letzten vier Jahren durch von Frisch richtig erkannt:

Durch ihre Tänze können erfolgreiche Sammlerinnen den

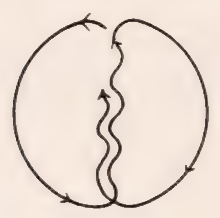


Fig. 1.
Laufkurve des Schwänzeltanzes

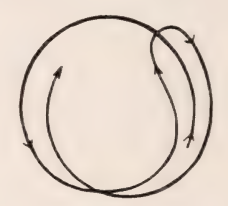


Fig. 2.
Laufkurve des Rundtanzes (nach von Frisch)

Sammelbienen des Stockes die Richtung zur Trachtquelle und deren Entfernung vom Stock mitteilen. Wenn die Futterquelle mehr als etwa 100 m vom Stock entfernt ist, werden Schwänzeltänze gemacht (Fig. 1). Diese drücken sowohl die Richtung zur Trachtquelle als auch ihre Entfernung vom Stock aus.

Beträgt aber die Entfernung der Futterquelle vom Stock weniger als 100 bis 50 m, dann werden Rundtänze gemacht (Fig. 2). Der Rundtanz drückt weder die genaue Entfernung noch die Richtung zur Trachtquelle aus, sondern bedeutet lediglich, dass die Trachtquelle in der Nähe des Stockes, in beliebiger Richtung davon, sich befindet.

Eigene Beobachtungen haben nun gezeigt, dass wenn die Futterquelle weniger als 50 m vom Stock entfernt ist, die heimgekehrten Bienen nicht nur Rundtänze aufführen. Viele Bienen

tanzen nicht regellos im Kreis herum sondern beschreiben deutlich eine stark gekrümmte 8 oder eine sichelförmige Bahn (Fig. 3). Wir nannten diese Tänze Sicheltänze. Die Sicheltänze sämtlicher Bienen, die von derselben Trachtquelle her kommen, sind gleichgerichtet (siehe TSCHUMI 1950) [1].

Bei Distanzen von 10 bis 20 m und mehr sind die Sicheltänze in der Mehrzahl. Bei weniger als 10 m überwiegen die unregelmässigen Rundtänze zahlenmässig deutlich gegenüber den Sicheltänzen. Mit einer Verkürzung der Flugstrecke nimmt die Regelmässigkeit und die prozentuale Anzahl der Sicheltänze ab, und die regellosen Rundtänze nehmen zu.

Wir stellten nun fest, dass die Richtung vom Stock zum Futterplatz beim Sicheltanz auf analoge Weise ausgedrückt wird wie beim Schwänzeltanz. Die Tanzrichtung wird durch einen Pfeil angegeben, der von der Mitte des Sichelbauches durch die Mitte der Sichelöffnung geht, also die Sichelfigur in zwei symmetrische Hälften teilt. Wenn nun die Futterquelle in der Richtung zur Sonne liegt, dann weist die Sichelöffnung oder der fragliche Pfeil nach aufwärts, bei einer Futterquelle in entgegengesetzter Richtung dagegen nach abwärts. Liegt der Futterplatz links oder rechts von der Sonne, dann weist die Richtung des Pfeiles, ähnlich wie diejenige des Schwänzellaufes im Schwänzeltanz, ebenfalls nach links oder rechts und weicht dabei um ebensoviel Grade von der Lotrichtung aufwärts ab, wie die Richtung zur Futterquelle von der Richtung zur Sonne abweicht.

Eine Richtungsweisung hat von FRISCH erst bei einem Abstand von 25 m beobachten können. Da wir aber schon bei kürzeren Flugstrecken (14 m) gerichtete Sicheltänze sahen, drängte sich uns die Frage auf, ob der gerichtete Sicheltanz den Bienen die Richtung zum Futterplatz auch wirklich weise.

Zum Nachweis der Richtungsweisung ging von FRISCH folgendermassen vor:

In bestimmter Richtung und Entfernung vom Stock fütterte er eine gewisse Anzahl Bienen auf duftender Unterlage. In derselben Richtung und zugleich in den drei anderen Himmels-

[1] Wie mir Herr Prof. S. DIJKGRAAF aus Utrecht mitteilte, wurden kürzlich in Holland durch Herrn G. HEIN ähnliche Beobachtungen gemacht. Diese sind unterdessen in der Experientia veröffentlicht worden (Vol. VI, H. 4).

richtungen wurden in etwas grösserer Entfernung Platten aufgestellt, die gleich dufteten wie die Futterunterlage.

Die gefütterten Bienen gehen heim, tanzen auf der Wabe und veranlassen dadurch andere Stockbienen auszufliegen und nach dem betreffenden Duft zu suchen. Erfolgt durch den Tanz eine Richtungsweisung, dann werden die neugeworbenen Bienen den wahrgenommenen Duft nur in der mitgeteilten Richtung suchen.

Aus einer Bevorzugung der Duftplatte in der Richtung des Futterplatzes schloss von Frisch auf Richtungsweisung. Wurden alle vier Platten etwa gleich häufig angeflogen, dann konnte geschlossen werden, dass der Tanz nicht richtungsweisend war.

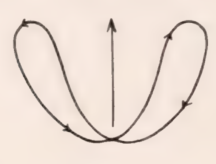


Fig. 3.
Der Sicheltanz, so orientiert, wenn die Futterquelle in der Richtung der Sonne liegt.

Es ist nun, wie von Frisch selbst feststellt, bei dieser Versuchsanordnung schwer zu beurteilen, wie weit der Futterplatz selbst als Fehlerquelle in Betracht kommt. Vor allem könnte, scheint mir, der am Futterplatz herrschende Bienenduft mehr Bienen in diese Richtung locken, wodurch die andern Richtungen benachteiligt wären. Diese Fehlerquelle ist nicht auszuschalten und muss besonders bei kurzen Flugstrecken berücksichtigt werden. Ich habe daher zum Nachweis der Richtungsweisung bei kurzen Flugstrecken eine Versuchsanordnung gewählt, bei der in den zwei zu prüfenden Richtungen Bienen aus demselben Stock gefüttert werden. In beiden Richtungen befindet sich somit ein Futterplatz mit gleichem Duft, nämlich mit körpereigenem Bienenduft. Der Versuch wurde unter der Leitung von Herrn Prof. Baltzer wie folgt ausgeführt:

Auf zwei in verschiedenen Richtungen vom Stock befindliche Schalen werden etwa gleichzeitig Bienen aus demselben Stock dressiert. Beide Schalen enthalten gleich stark konzentrierte Zuckerlösung (ca. 1 : 1), und sind beide duftlos. Auf der einen Schale (stets mit I bezeichnet) lässt man bloss 6 bis 12 gezeichnete Bienen sammeln: alle neu hinzukommenden Bienen werden abgefangen und gezählt, wobei immer die Zahl der je fünf oder fünfzehn Minuten ankommenden Bienen erfasst wird. Bei der andern Schale (II) dagegen werden die Neubienen, ebenfalls je Zeiteinheit, durch Markierung gezählt aber nicht abgefangen.

Ein Dressurversuch mit einem einzigen Futterplatz zeigt folgendes: Werden hier alle Neubienen abgefangen, dann bleibt die Zahl der je Zeiteinheit anfliegenden Neulinge während des ganzen Versuchs trotz mehr oder weniger grosser Schwankungen etwa gleich. Es kommt ja hier nur eine beschränkte und konstante Anzahl Bienen zum Tanzen, nämlich der kleine Schwarm markierter Dressurbienen (siehe Kontrollversuch auf Abb. 4).

Werden aber die Neubienen nicht abgefangen, dann wird der Zuwachs an Sammlerinnen je Zeiteinheit immer grösser werden: die weiter sammelnden Neubienen vermehren natürlich beständig die Zahl der Tänze im Stock, und dies wird ein vermehrtes Ausschwärmen von Bienen zur Folge haben.

Wenn nun in unserem Konkurrenzversuch die Tänze richtungsweisend sind, dann wird Schale I eine mehr oder weniger gleich bleibende Zunahme von Neubienen aufweisen: Die sich rasch vermehrenden Tänzerinnen von II werden natürlich auf Standort II hinweisende Tänze aufführen; die dadurch zum Sammeln aufgeforderten Bienen werden nach der Richtung von Schale II ausfliegen, und es wird daher nur hier der Zuwachs grösser werden. Bei nicht richtungsweisenden Tänzen dagegen wird sich die Zunahme der in der Zeiteinheit ausschwärmenden Neubienen auch bei I deutlich bemerkbar machen: Eine Vermehrung der Tänze durch die Bienen der Schale II wird ein vermehrtes Ausfliegen von Bienen zur Folge haben, die rund um den Stock herum suchen, also ebenso zahlreich nach der einen wie nach der andern Seite ausfliegen. Es sollten also ebensoviel Bienen nach I wie nach II fliegen.

Stellen wir den Zuwachs der Bienen graphisch dar, dann müssen wir folgendes erhalten: bei nicht richtungsweisenden Tänzen sowohl bei I wie bei II deutlich und etwa gleich ansteigende Geraden oder Kurven; bei richtungsweisenden Tänzen eine etwas schwankende aber nicht oder schwach ansteigende Kurve bei I, bei II dagegen einen deutlichen Anstieg der Kurve.

Ich habe in diesem Sinne fünf Experimente durchgeführt, davon vier auf dem Dache des zoologischen Instituts in Bern (Versuche 1 bis 4) mit einem kleinen Beobachtungsstock und eines (Versuch 5) mit einem starken Standvolk. Die Ergebnisse sind auf Figur 4 graphisch dargestellt. Es wurde dabei der Zuwachs je ¼ Stunde aufgetragen, und zwar derjenige von Schale I punktiert,

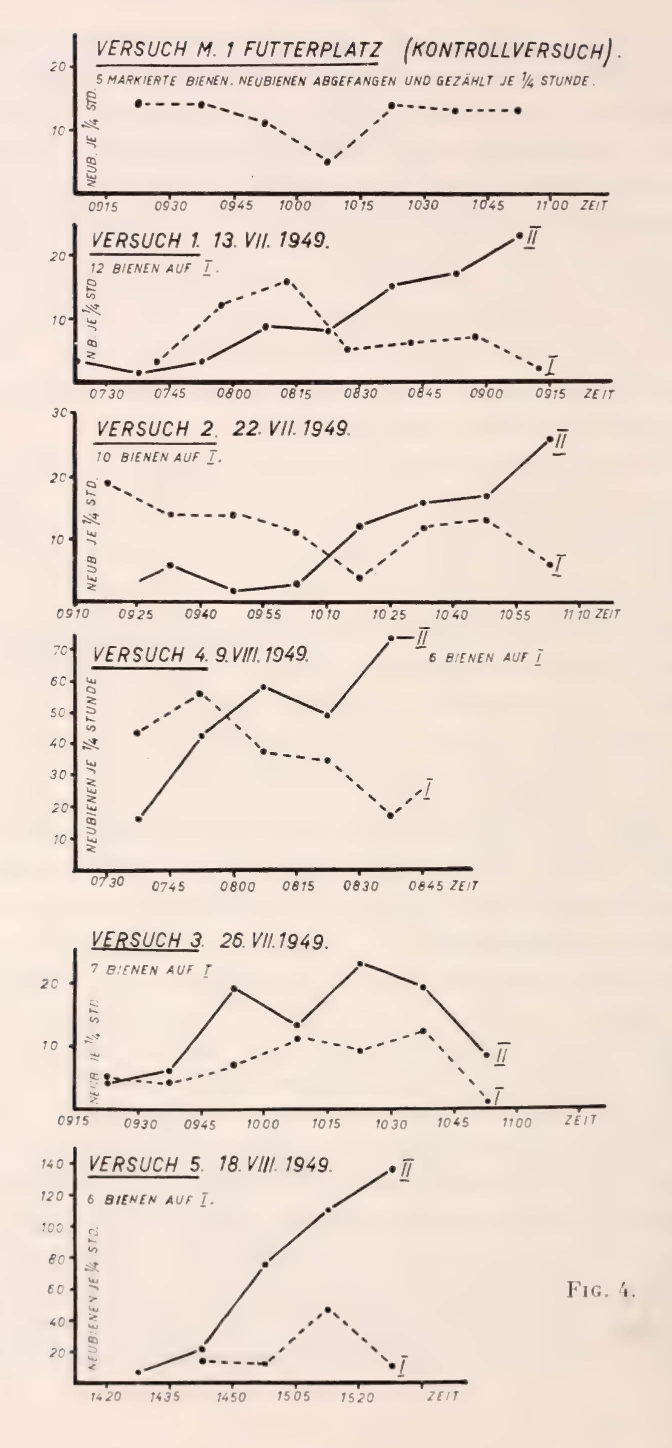

VERSUCH M. 1 FUTTERPLATZ (KONTROLLVERSUCH).
5 MARKIERTE BIENEN. NEUBIENEN ABGEFANGEN UND GEZÄHLT JE ¼ STUNDE.
NEUB. JE ¼ STD.
0915 0930 0945 1000 1015 1030 1045 1100 ZEIT
VERSUCH 1. 13. VII. 1949.
12 BIENEN AUF I.
N B. JE ¼ STD
0730 0745 0800 0815 0830 0845 0900 0915 ZEIT
VERSUCH 2. 22. VII. 1949.
10 BIENEN AUF I.
NEUB JE ¼ STD.
0910 0925 0940 0955 1010 1025 1040 1055 1110 ZEIT
VERSUCH 4. 9. VIII. 1949.
6 BIENEN AUF I
NEUBIENEN JE ¼ STUNDE
0730 0745 0800 0815 0830 0845 ZEIT
VERSUCH 3. 26. VII. 1949.
7 BIENEN AUF I
NEUB JE ¼ STD
0915 0930 0945 1000 1015 1030 1045 1100 ZEIT
VERSUCH 5. 18. VIII. 1949.
6 BIENEN AUF I.
NEUBIENEN JE ¼ STD.
1420 1435 1450 1505 1520 ZEIT

Fig. 4.

derjenige von Schale II ausgezogen. Die Entfernung der Schalen vom Stock betrug in allen Versuchen 14 m. Bei dieser Distanz werden Rund- und Sicheltänze aufgeführt; flüchtige Schwänzelbewegungen treten nur hin und wieder im Tanz auf.

Konnte die Tanzrichtung ermittelt werden, so zeigte sich, dass die Bienen von I stets anders tanzten als diejenigen von II.

Aus den graphischen Darstellungen ist folgendes ersichtlich: In allen fünf Versuchen wird der Zuwachs an Neubienen bei Schale II im Laufe des Experiments immer grösser: die ausgezogene Kurve steigt überall deutlich an. Die Vermehrung der hier sammelnden Bienen hat in der Tat eine Vermehrung der Tänze und ein vermehrtes Ausschwärmen von Neubienen zur Folge gehabt.

Betrachten wir nun die punktierte Kurve, die den Zuwachs an Neubienen bei Schale I darstellt: Die Zählung begann hier stets erst, nachdem die Dressur der Bienen gelungen war, und auf der Schale die gewünschte Anzahl Bienen regelmässig verkehrte. Trotz starker Schwankungen steigt die punktierte Kurve im grossen Ganzen nicht an oder, wie bei Versuch 3, schwächer als die ausgezogene. Bei den Versuchen 2 und 4 fällt sie sogar deutlich ab. Trotzdem also die Dressur auf Schale II immer mehr Neubienen mobilisierte, ist auf Schale I davon nicht viel zu merken.

Diese Ergebnisse sprechen offenbar, nach dem, was auf Seite 587 besprochen wurde, für Richtungsweisung bei einer Distanz von bloss 14 m. Bei einem Ausschwärmen von Neubienen nach allen Richtungen hätte sicher ein guter Teil auf I stossen sollen, da ja hier Bienen aus demselben Stock sammeln, und daher der gleiche Duft wie bei II herrscht. Eine stete Zunahme hätte demnach auch bei I erfolgen müssen.

In einer persönlichen Mitteilung hat von Frisch gegen diese Versuchsanordnung schwere Bedenken geäussert, da die beiden Schalen verschieden stark besucht sind, und daher auch die Duftwolken verschieden stark sind. Leider hatte ich bisher noch nicht Gelegenheit diese sicher bestehende Fehlerquelle auszuschalten. Mir scheint jedoch, dass auch der schwächer besuchte Futterplatz, bei dem die Bienen reichlich und ungestört trinken können, mit genügend viel Duft versehen ist, um von herumschwärmenden Bienen gleich erkannt zu werden. Trotzdem sollten diese vorläufigen Ergebnisse nur mit Vorbehalt aufgenommen werden.

LITERATUR

1946. K. von Frisch. *Die Tänze der Bienen.* Oesterr. Zool. Zeitschr. Bd. I, S. 1—48.

1948. —— *Gelöste und ungelöste Rätsel der Bienensprache.* Die Naturwissenschaften, 35. Jahrgang. Heft 1 und 2.

1950. Tschumi, P. *Ueber den Werbetanz der Bienen bei nahen Trachtquellen.* Schweiz. Bienenzeitung. Heft 3, Jahrg. 1950.

N° 29. **Hans Steiner,** Zürich. — Die Differenzierung der paläarktischen Salamandrinen während des Pleistozäns. Mit 3 Textabbildungen.

(Aus dem vergleichend-anatomischen Institut der Universität Zürich)

Das grosse Interesse, welches neuerdings von vielen Seiten tiergeographischen Problemen entgegengebracht wird, entspringt der zunehmenden Erkenntnis, dass die Beziehungen zwischen Wohngebiet, Lebensbedingungen und Organismus massgeblich bei der Evolution der Lebewesen mitbeteiligt gewesen sind. Die räumliche Verbreitung einer Tierform ist das Ergebnis solcher, sehr verschiedenartiger Korrelationen, gleicherweise ist die von dieser erreichte Differenzierungshöhe das Ergebnis ihrer Einwirkungen, so dass Beide in einem ursächlichen Zusammenhange miteinander zu stehen scheinen. Es ist von vornherein zu erwarten, dass häufig sich ändernde und einem wiederholten Wechsel unterworfene Umweltsfaktoren zu vermehrten Standortswechseln, zu Migrationen und zur Zersplitterung des Verbreitungsareals einer Tierart werden führen müssen, unter gleichzeitiger Zunahme und weitergehender Differenzierung ihrer Formenzahl. Umgekehrt liegt bei sich gleichbleibenden Umweltsbedingungen kein Anlass zum Wechsel des Wohngebietes vor und auch keine Möglichkeit zur selektionistischen Auswertung mutativer Varianten, so dass in solchen Fällen unter Umständen während sehr langer Zeiträume gleiche Organisations-

typen in relativ sehr kleiner Formenzahl konservativ erhalten bleiben können. Wenn deshalb innerhalb einer, an und für sich recht einheitlich gestalteten und durch ihre nicht allzu grosse Formenfülle auf ein recht hohes Alter hinweisenden Gruppe in einem bestimmten Areal plötzlich eine grössere subspezifische und spezifische Differenzierung auftritt, wie dies bei den echten Salamandern im westpaläarktischen Bezirk der Fall ist, dann liegt die Vermutung nahe, es seien für diese besondere Formenmannigfaltigkeit auch besondere Umweltsbedingungen verantwortlich zu machen.

Die Besonderheiten der geographischen Verbreitung der Salamandriden und ganz allgemein der Urodela haben schon öfters Anlass zu systematischen und stammesgeschichtlichen Erörterungen gegeben, die meistens jedoch in der zweifellos richtigen Schlussfolgerung sich erschöpften, in den Salamandridae die höchststehende Gruppe der Urodela und in Europa ihr Entwicklungszentrum sehen zu wollen (Boulenger, Bolkay, Noble). Eine wesentliche Förderung unserer Kenntnisse der Salamandrinen brachten die ausserordentlich schönen Untersuchungen von Wolterstorff und Herre, die auf die Bedeutung ihres biologischen Verhaltens und ihrer fossilen Formen aufmerksam machten. Es hat insbesondere Herre, 1935 und 1941, auf die Tatsache des hohen Alters einiger Salamandriden (*Tylototriton* aus der mitteleozänen Braunkohle des Geiseltales, *Palaeopleurodeles* und *Tylototriton* aus dem Miozän Süddeutschlands) hingewiesen, woraus er auf eine schon vortertiäre reiche Entfaltung der Urodelen und auf eine bereits im Eozän erfolgte gattungs- und sogar speziesmässig mit rezenten Formen übereinstimmende Ausdifferenzierung der Salamandriden schliesst. Die auffällige Teilung des Verbreitungsgebietes „Teich-Fadenmolch" und „Kamm-Marmormolch" in einen östlichen und einen westlichen Bezirk wird zum Beispiel bis ins Eozän und das, nebenbei bemerkt, heute noch festzustellende langsame ost-westliche oder west-östliche Vordringen dieser Arten auf oligo-miozäne Zeiten zurückverlegt. Für die Trennung wird die besondere geologische Entwicklung des mediterranen und europäischen Gebietes zur Kreide- und Eozänzeit verantwortlich gemacht, womit jedoch der einleitend erwähnte, für die formative Differenzierung wesentliche Wechsel der Umweltsfaktoren noch nicht ohne weiteres gegeben war.

Unabhängig von diesen Darstellungen bin ich zu ganz bestimmten Vorstellungen über die Evolution der paläarktischen Salamandriden gelangt, welche zu ihrer heutigen, mannigfaltigen Differenzierung führte. Diese kann, soweit rassen- und artspezifische Sonderungen in Betracht kommen, nur durch die unmittelbar vorausgegangenen gewaltigen Veränderungen der Biotope durch die Eiszeiten veranlasst worden sein, während die älteren gattungsmässigen Differenzierungen durch Anpassungen an die im Laufe des ganzen Tertiärs sich steigernden mächtigen Gebirgsbildungen und die damit bedingten Aenderungen des Klimas und der Vegetation im eurasiatischen Raume ihre wahrscheinlichste Deutung finden können. Schliesslich steht dieses Beispiel einer öko-geographischen Differenzierung durch die Eiszeiten nicht vereinzelt da: MERTENS hat sie auch für die Unken nachgewiesen, STRESEMANN, MEISE, RENSCH für verschiedene Vogelarten; sie kann ferner gleicherweise für andere Tiergruppen, Säugetiere, Reptilien, Süsswasserfische, Insekten, Schnecken festgestellt werden, derart, dass wir von einer allgemeinen Erscheinung bei sehr vielen paläarktischen Tierformen sprechen können. Es hat übrigens schon BOLKAY (zitiert nach HERRE 1935) versucht, den Einfluss der Eiszeiten auf die Verbreitung der Schwanzlurche zur Anwendung zu bringen, doch konnte sich HERRE seinen Argumentationen nicht anschliessen.

Was nun die pleistozäne Differenzierung der paläarktischen Salamandrinen im speziellen anbetrifft, so ist zunächst darauf hinzuweisen, dass die Wirkung der durch die Eiszeiten verursachten Milieuveränderungen auf eine Tiergruppe vom Typus der stenöken, poikilothermen und sehr wenig vagilen Urodelen eine ganz gewaltige sein musste. Ausgeschlossen erscheint hierbei, dass während der Eiszeiten selbst in den von der Klimaverschlechterung unmittelbar betroffenen und an die Inlandvereisung anschliessenden Gebiete Molche und Salamander überhaupt existieren konnten. Wenn wir die heutige nördlichste Verbreitungslinie der Salamandrinen in Europa betrachten, so kann festgestellt werden, dass sie ungefähr mit der Laubwaldgrenze und der Linie der 0° Jahresdurchschnitts-Isotherme zusammenfällt. Während den Eiszeiten lag diese Linie jedoch durchschnittlich 15—20 Breitengrade weiter südlich (vgl. BERTSCH 1940). Das mitteleuropäische Waldgebiet wurde dadurch von der stark vereisten Alpenkette in

zwei Teile getrennt, in einen süd-östlichen, zur Hauptsache südlich des Schwarzen Meeres gelegenen, den wir das pontische Refugium nennen wollen, und in einen süd-westlichen, am Westende des Mittelmeeres lokalisierten, der als ibero-afrikanisches Refugium bezeichnet werden soll (vgl. Fig. 1). Es ist anzunehmen, dass von diesen Refugien aus in den wärmeren Zwischeneiszeiten jedesmal wieder eine Wiederbesiedelung des mitteleuropäischen Raumes ausging. Die Dauer der einzelnen eiszeitlichen und zwischeneiszeitlichen Epochen war lange genug, um eine durch die geographische Isolation begünstigte und durch die jeweilige neue Umwelt geförderte subspezifische und sogar spezifische Differenzierung zu gewährleisten (vgl. SOERGEL und ZEUNER). Die auffällige Artenpaarbildung im europäischen Gebiete mit je einem südöstlichen und südwestlichen Rassenkreise, die nun gerade bei den Salamandrinen besonders deutlich in Erscheinung tritt (*Triturus cristatus — marmoratus*, *Triturus vulgaris — helveticus*, *Salamandra salamandra maculosa — s. taeniata*), findet dadurch ihre zwanglose Erklärung. Weiterhin aber auch die Bildung nördlich und südlich der Alpen differenzierter, vikariierender geographischer Rassen z. B. *T. cristatus cristatus* und *cristatus carnifex*, *T. vulgaris vulgaris* und *vulgaris meridionalis* und zwar ausnahmslos bei den aus dem Südosten vordringenden Formen, die ja auf ihrem Vormarsch nach Westen durch die Alpen in einen nördlichen und einen südlichen Verbreitungszweig gespalten werden mussten. Damit wird sehr deutlich erkennbar, dass es sich bei diesen Rassenbildungen nur um die allerjüngsten, erst in der letzten postglaziären Zeit eingetretenen Differenzierungen handeln kann. Doch auch frühere Spaltungen lassen sich auf der gleichen Grundlage eindeutig feststellen, die entsprechend ihrem höheren Alter einen speziesmässigen und unter Umständen sogar schon einen gattungsmässigen Charakter aufweisen können. Dabei handelt es sich nunmehr entweder um Reliktformen, welche in den Refugialräumen, zu welchen sämtliche am Mittel- und Schwarzen Meer gelegenen Gebiete zu zählen sind, zurückblieben und dank ihres Verbleibens in den ihrem ursprünglichen Biotop entsprechenden Milieu oft sehr konservativ die ursprünglichen Merkmale bewahrten oder aber um neue Anpassungstypen, welche in den Grenzzonen der sich verändernden Biotope den neuen Kampf ums Dasein erfolgreich zu bestehen versuchten. Als Reliktformen innerhalb

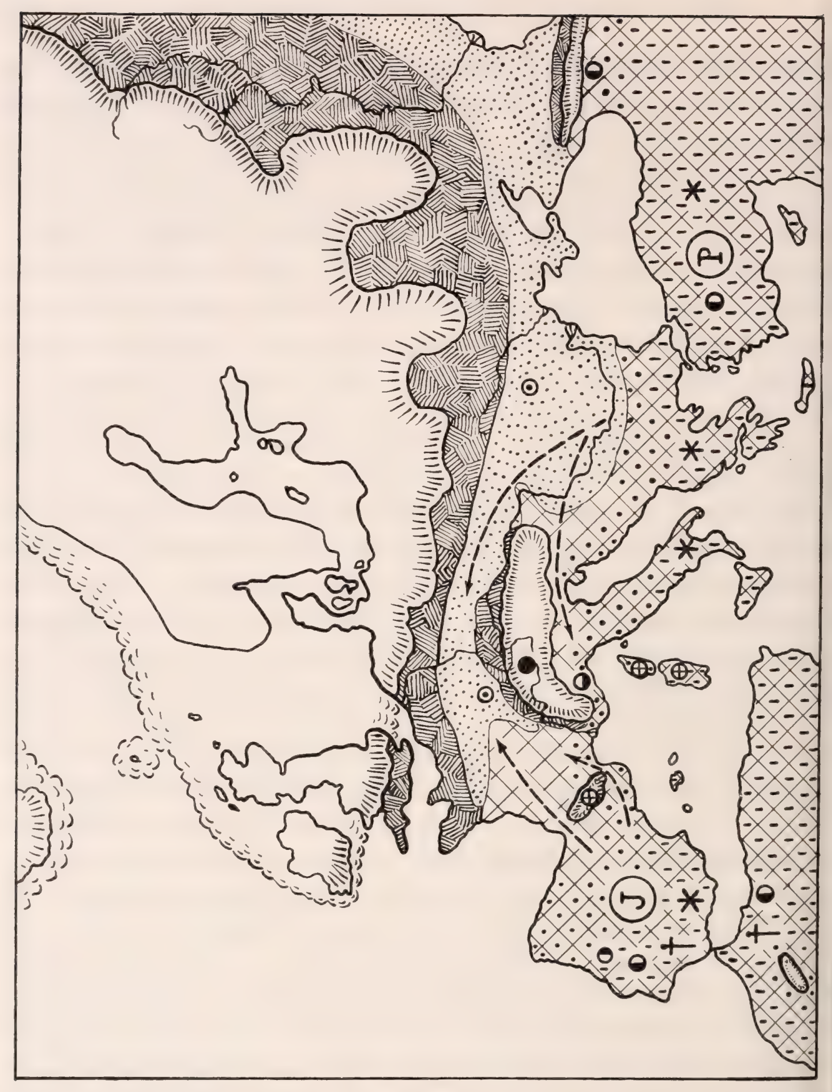


Fig. 1.

Eiszeitliche Rückzugsgebiete der Salamandridae auf Grund der Vegetationsverteilung nach Karl Bertsch 1940:

schraffiert = Tundra; punktiert = Löss; vierfeldig = Wald in drei Stufen (nordischer Birken-Kieferwald, Einsprengung wärmeliebender Gehölze, mitteleuropäischer Laubwald)

1 = Jbero-afrikanisches Refugium, 2 = Pontisches Refugium, 3 = *Pleurodeles*,
4 = *Salamandra maculosa (molleri, algira, orientalis, caucasica)*
5 = *Salamandra atra*, 6 = *Chioglossa*, 7 = *Salamandrina*, 8 = *Euproctus*,
9 = *Triturus alpestris und montandoni* (Karpaten),
10 = Reliktformen des Artenkreises *T. vulgaris-vittatus*: *boscai* (Spanien) *italicus* (Italien). *graeca* (Balkan), *vittatus* (Kleinasien)

Gestrichelte Pfeile: Ausbreitungsrichtung aus den Refugialräumen in den wärmeren inter- und postglaziären Zeiten.

1 = Ⓙ 2 = Ⓟ 3 = † 4 = ◐ 5 = ●
6 = ◑ 7 = ◒ 8 = ⊕ 9 = ⊙ 10 = ✳

des Artenkreises von *Triturus vulgaris-helveticus* sind zum Beispiel erkennbar *T. boscai* in Spanien, *T. italicus* in Süditalien, *T. graecus* auf der Balkanhalbinsel und *T. vittatus* in Kleinasien, welch letztere Art in ihrem Habitus eine merkwürdige Mittelstellung zwischen dem Formenkreis des Streifenmolches und jenem des Kamm-Molches einnimmt. Eine ähnliche Differenzierung ist innerhalb des Artenkreises von *Salamandra* festzustellen: Zunächst eine jüngste Gliederung in die östliche *maculosa-* und in die westliche *taeniata*-Form, sodann eine ältere mit Reliktcharakter, gekennzeichnet durch die Subspezies *algira* in Nordwestafrika, *molleri* in Portugal-Spanien, *corsica* auf Korsika, *orientalis* in Kleinasien-Syrien und *semenovi* in den Bergen Kurdistans. Eine noch ältere Scheidung, der wohl schon gattungsmässiges Gewicht beigelegt werden muss, tritt zwischen *Salamandra (Mertensiella) caucasica-luschani*, vom Kaukasus bis Kleinasien, und *Chioglossa lusitanica* in Portugal auf.

Noch viel ältere Reliktformen müssen nach ihrem isolierten Vorkommen in den Pyrenäen und auf den Mittelmeerinseln, Sardinien und Korsika, die drei Arten der Gattung *Euproctus* sein, bei welchen ausser ihrer Anpassung an das Leben in Gebirgsbächen noch der Umstand auffällt, dass die ihnen nächstverwandten Formen, *Pachytriton* und *Hypselotriton*, ebenfalls als Gebirgsformen isoliert, nun ganz am anderen Ende der Paläarctis, in Südchina-Yünnan zu finden sind. Diese Verbreitung erinnert wiederum an ähnliche Vorkommnisse bei anderen paläarktischen Tiergruppen (*Discoglossus* — *Barbourula*, *Bombina* mit zwei europäischen und zwei chinesischen Arten, die Blauelster *Cyanopolius cooki* in Spanien und *C. cyanus* in China-Japan) und es frägt sich, ob nicht an ihrer Entstehung die gegen das Ende der Tertiärzeit sich steigernden mächtigen alpinen Gebirgsbildungen Europas und Asiens, welche im ganzen gewaltigen mittelpaläarktischen Gebiet ein extrem kontinentales Klima bedingten, massgeblich beteiligt gewesen sind. Von diesem Gesichtswinkel aus betrachtet müssen auch der Formenkreis der Rippenmolche, *Pleurodeles*, im iberoafrikanischen Refugium und jener der ihm entsprechenden Alligatormolche, *Tylototriton*, im japanisch-chinesischen Rückzugsgebiet direkt als archaische Relikte aus der früh- bis mitteltertiären Zeitepoche bezeichnet werden, welche als Reminiszenz an das subtropische Klima, das zum Beispiel in Europa noch zur

Oligo-Miozänzeit herrschte, ein grösseres Wärmebedürfnis sich bis heute bewahrt haben. Damit musste ihr Verbreitungsgebiet aber auch bis heute auf die beiden erwähnten Bezirke beschränkt bleiben. Von beiden Formen liegen aber auch direkte fossile Funde aus jenen Zeitepochen vor, so dass die oben geäusserten Ansichten durch konkrete Beobachtungen gestützt werden. HERRE wies 1935 *Tylototriton* aus dem Eocän des Geiseltales und NOBLE 1928 aus dem Miocän Oeningens nach; ferner wurde ebenfalls von HERRE 1941 das Vorkommen einer sowohl *Pleurodeles* als auch *Tylototriton* nahestehenden Molchart im Miozän Süddeutschlands, welche er *Palaeopleurodeles* benannt hat, festgestellt. So scheinen in der Tat die auch heute noch als primitivste Salamandrinen erkennbaren Formen, *Pleurodeles* und *Tylototriton*, als echte Flachwasserformen der wärmeren Tertiärzeit durch die Klimaverschlechterung infolge der ausgedehnten Gebirgsbildungen aus ihrem früheren ausgedehnten paläarktischen Verbreitungsgebiet in die erwähnten beiden wärmeren Randzonen verdrängt worden zu sein, während als neue Formengruppen in Anpassung an das Gebirgsleben *Euproctus*, *Pachytriton* und *Hypselotriton* entwickelt wurden. Als Anpassungsform an einen Bergbiotop ist auch *Salamandra* zu bezeichnen, welche reine Landformen und in der lebendgebärenden *Salamandra atra* sogar eine eiszeitliche Oekotype entwickelt hat. Von *Salamandra* ist oben die weitere Gliederung bereits skizziert worden. Wichtig erscheint mir der Hinweis darauf zu sein, dass im Formenkreis der *Salamandra*, mit *Chioglossa*, *Mertensiella*, *Salamandra* und wohl auch *Salamandrina*, ebenfalls sehr primitiv gebliebene Salamandrinen vorliegen, welche in sehr vielen und äusserst charakteristischen Merkmalen, wie dem Paarungsverhalten, vollständig mit *Pleurodeles* übereinstimmen (vgl. die Zusammenstellung). Es finden sich selbst in den Färbungsmerkmalen bei *Salamandra* auffällige Uebereinstimmungen mit den anderen Urodelenfamilien, speziell den Ambystomiden und Plethodontiden.

Als eine spättertiäre, vielleicht erst pleistozäne Anpassungsform an das alpine Bergland ist endlich noch der Rassenkreis von *Triturus alpinus* zu erwähnen, der Beziehungen zu dem ebenfalls montanen, vorderasiatischen *Neurergus crocatus* und zu *Triturus montandoni* der Karpaten aufweist, welche ihrerseits mit dem *vulgaris*-Kreise in Verbindung stehen. Aus der letzten Eiszeitepoche stammen wohl die südlichen Ausstrahlungen der *alpinus*-

Form, welche in den Gebirgen Spaniens *(T. alpestris cyrini)*, im Apennin *(T. alpestris apuanus)*, und im Balkan *(T. alpestris reiseri)* zur Entwicklung besonderer Rassen in heute vollständig isolierten Populationen führten. Den europäischen Wassermolchen im Westen der Paläarktis entsprechen weitgehendst die Wassermolche Chinas und Japans im Osten, die meist in die gleiche Gattung *Triturus* gestellt werden. Der Spaltung dieses ursprünglich einheitlichen Formenkreises in diese beiden heute so weit getrennten Gruppen müssen die gleichen oben erwähnten Ursachen zu Grunde liegen, welche auch die Trennung des Formenkreises *Pleurodeles-Tylototriton* und *Euproctus-Pachytriton* bewirkten. Hieraus geht hervor, dass der Typus der Wassermolche, *Triturus*, ebenfalls weit ins Tertiär zurückreichen muss. Aus tertiären Schichten Europas sind in der Tat Reste beschrieben worden, die mit *Triturus* in Verbindung gebracht werden können (HERRE 1935). Im Vergleich zu den europäischen Formen sind die ostasiatischen in mancher Beziehung (Fehlen von Kämmen, weniger markante Färbungsunterschiede; vgl. Zusammenstellung) ursprünglicher geblieben, so dass ihre Abgrenzung in einem eigenen Artenkreis *Cynops* gerechtfertigt erscheint. Mit Bezug auf die europäischen Formen von *Triturus* ist zu sagen, dass es ganz den Anschein macht, als ob zunächst nur eine einzige tertiäre, *vulgaris*-ähnliche Form vorhanden gewesen wäre, die später in die eigentlichen *vulgaris*, *cristatus* und *alpestris*-Typen aufspaltete, welche selber wieder in pleistozäner und postglazialer Zeit in der heutigen, mannigfaltigen Formendifferenzierung endigten.

Diese Darstellung zeigt, dass die Salamandrinen trotz ihres sehr einheitlichen Habitus eine sehr lange und recht verschiedenartige Entwicklung durchlaufen haben. Mit vollem Recht haben sich deswegen vor allem WOLTERSTORFF und HERRE gegen die zu weit führende Vereinigung namentlich der Wassermolche in eine einzige Gattung *Triturus* gewendet, welche die wahren phylogenetischen Entwicklungsvorgänge verschleiere. Die von diesen beiden Autoren namhaft gemachten Unterschiede morphologischer und allgemein biologischer Art zwischen den verschiedenen Formen sind nun in der nachfolgenden Zusammenstellung verwertet und auch auf die übrigen Hauptgruppen der Urodelen ausgedehnt worden. Hierbei möchte ich noch auf ein bisher nicht beachtetes morphologisches Merkmal aufmerksam machen, das in ebenso

klarer Weise, wie die übrigen Eigenschaften, die aufsteigende Entwicklung, welche die Molche von primitiveren Zuständen bis zu den modernsten Typen genommen haben, beweist. Es betrifft dies die besondere Ausgestaltung von Carpus und Tarsus der Urodela. Die ursprünglichste Zusammensetzung derselben, die zugleich die primitivste Tetrapoden-Extremität überhaupt repräsentiert (vgl. STEINER, 1921), weist, mit Ausnahme der für alle Urodelen charakteristischen Verwachsung der Basalia 1 und 2, lauter freie Basipodium-Elemente auf und zudem ein sehr deutliches Rudiment einer sechsten Zehe im Tarsus (siehe Fig. 2 A). Dieser primitive Zustand wird von den Cryptobranchoidea noch heute festgehalten und findet sich insbesondere bei den ostasiatischen Hyno-

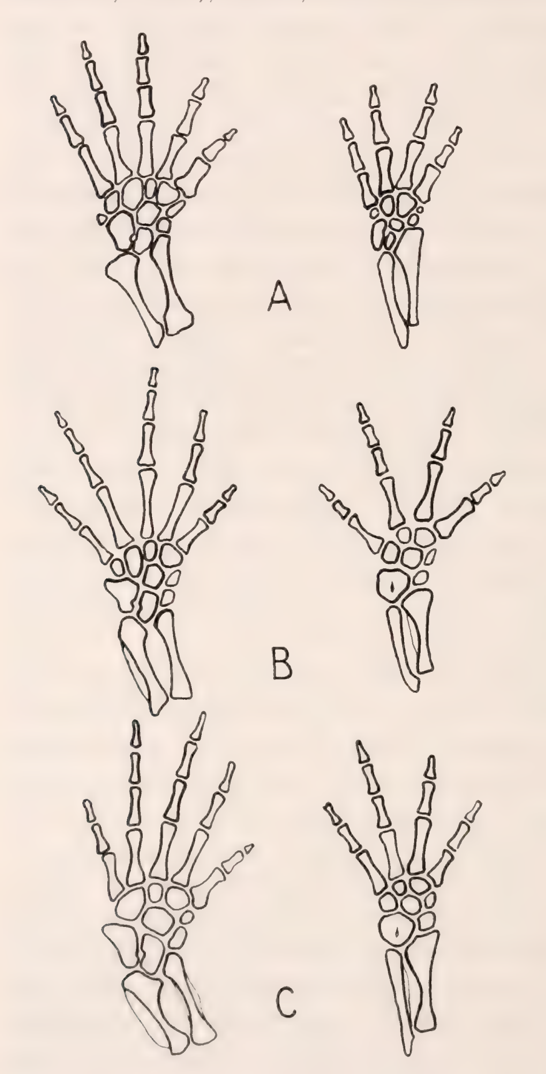


FIG. 2.

Differenzierung von Carpus und Tarsus der Urodela.

A = Ausgangstypus (Cryptobranchoidea, Ambystomoidea, Plethodontidae, letztere ohne sechstes Zehenrudiment; als Vorlage diente Onychodactylus japonicus)

B = Verwachsung von Ulnare und Intermedium im Carpus, freies Tarsale 5 im Tarsus (Pleurodeles, Salamandra, Chioglossa, Taricha, Euproctus)

C = Zusätzliche Verwachsung von Tarsale 4 mit 5 (Tylototriton, Cynops, Triturus, Diemictylus)

biiden, welche allgemein als die Stammgruppe der übrigen Urodelen angesehen werden (vgl. NOBLE). Nun ist es interessant festzustellen, dass auch die nordamerikanischen Ambystomiden diesen primitiven Extremitätenaufbau besitzen und ferner unter den Salamandroidea die grosse Familie der vorwiegend nordamerikanischen Plethodontidae ebenfalls die gleiche Ausbildung aufweist mit der einzigen Abweichung, dass das sechste Zehenrudiment nicht mehr zur Entwicklung gelangt. Demgegenüber zeigen alle eigentlichen Salamandridae eine weitergehende Differenzierung. Zunächst ist für sie alle sehr charakteristisch die Verschmelzung des Intermediums mit dem Ulnare im Carpus (Fig. 2 B). Im Tarsus bleiben bei den als primitivste Salamandrinen zu bezeichnenden Formen, *Pleurodeles* und *Salamandra* (inklusive *Chioglossa*) alle Elemente frei, so dass er dem Tarsus der Plethodontidae gleicht. In der nächsten Entwicklungsstufe, die von *Triturus* und *Cynops* entwickelt wird, verschmilzt Tarsale 5 mit 4, womit vorläufig heute die weitere Differenzierung endigt (Fig. 2 C). Entgegen den Erwartungen zeigt nun aber *Tylototriton* ebenfalls schon eine Verwachsung von Tarsale 4 und 5 und ist somit, wenigstens in diesem Merkmal, nicht so primitiv wie *Pleurodeles* und *Salamandra*, aber auch nicht so primitiv, wie *Euproctus*, bei welchem Tarsale 5 ebenfalls noch frei bleibt. Es weist aber *Tylototriton*, trotz aller engen Verwandtschaft mit *Pleurodeles*, auch andere Merkmale, wie die hohen Neurapophysen, auf, welche diese Form ebenfalls mehr dem Typus der modernen Wassermolche nähert, so dass man sich fragen kann, ob nicht in diesen beiden ältesten, fossil schon aus dem Eocän und mittleren Tertiär nachgewiesenen Salamandriden bereits die spätere Differenzierung, die einerseits zur Entwicklung der Landsalamander und andererseits zu jener der Wassermolche führte, vorgezeichnet gewesen ist. Recht interessant ist endlich der Befund, dass bei den nordamerikanischen Salamandrinen die im Westen allein vertretene Gattung *Taricha*, welche in mancher Beziehung an *Euproctus* und selbst *Pleurodeles* erinnert (siehe Zusammenstellung), ebenfalls noch ein freies Tarsale 5 besitzt, während die im Osten der Vereinigten Staaten vorkommende Gattung *Diemictylus* fast ganz, so auch in dem verschmolzenen Tarsale 4 und 5, mit *Triturus* übereinstimmt. Die Trennung der nearktischen Salamandrinen in die beiden Formenkreise *Taricha* und *Diemictylus* ist somit durchaus berechtigt, scheint doch durch die oben ange-

deuteten Beziehungen sich sogar eine verschiedenartige Herkunft derselben zu ergeben. *Taricha* entstand aus *Pleurodeles*-ähnlichen Formen, welche aus Ostasien nach der pazifischen Seite der Nearktis gelangten, während *Diemictylus* über die Islandbrücke nach ihrer atlantischen Küste kam. In *Oligosemia spinosa* aus dem Oligozän oder Miozän Spaniens hat übrigens Herre, 1935, tatsächlich einen Molch nachweisen können, der engste Verwandtschaft zu *Diemictylus* aufweist. Diese Gattung war somit damals in Europa wirklich schon vorgebildet. Schliesslich zeigt das Vorkommen von *Hydromantes* im Mittelmeergebiet, dass umgekehrt über die gleiche Landbrücke aus Nordamerika auch ein Plethodontide nach Europa gelangen konnte (vgl. Fig. 3).

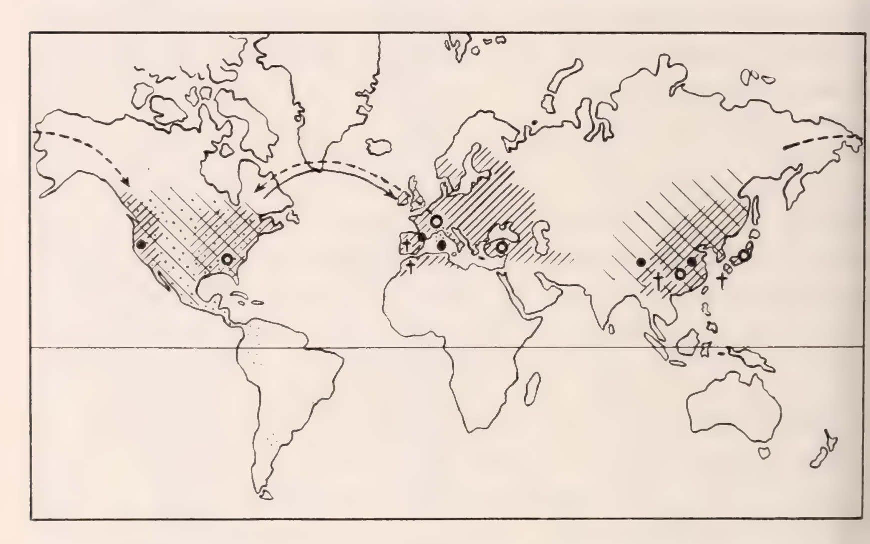


Fig. 3.

Verbreitung der Salamandroidea (angegeben ist mit weiter schräger Schraffierung auch die Verbreitung der asiatischen Hynobiidae und der nordamerikanischen Ambystomidae)

punktiert = Plethodonthidae
engschraffiert = Salamandridae; † = *Pleurodeles-Salamandra* (westl. Palaearctis) und *Tylototriton* (östl. P.), ● = *Euproctus* (w. P.) und *Pachytriton*, *Hypselotriton* (ö. P.) sowie *Taricha* (w. Nearctis), ○ = *Triturus* (w. P.) und *Cynops* (ö. P.) sowie *Diemictylus* (ö. Nearct.)

Wenn wir zum Schlusse noch einen kurzen Blick auf die Verbreitung der Urodela im Ganzen werfen, so scheint es nicht, dass sie als eine sehr konservative Tiergruppe von geringer Vagilität und mit kleiner ökologischer Valenz (vgl. Herre) im Laufe ihrer sehr langen erdgeschichtlichen Entwicklung, die in direkter Linie

Zusammenstellung einiger für die Beurteilung der Differenzierungshöhe der verschiedenen Salamandrinenformen wesentlichen Merkmale (teilweise nach Wolterstorff und Herre)

	Carpus und Tarsus	Verbreitung
Cryptobranchoidea: Breiter Schädel, paarige Intermaxillaria, kein Arcus frontotemporalis und keine Paroccipitalecken, niedrige Neurapophysen, äussere Befruchtung, Fehlen sekundärer Geschlechtsmerkmale, Eiablage in gelatinösen Eisäcken oder Schnüren.	Primitives Tetrapoden-Basipodium mit der für die Urodela charakteristischen Verwachsung von Basale 1 und 2; deutliches Rudiment einer sechsten Zehe (Fig. 2, A)	
1. *Hynobiidae*		Oestl. Paläarktis
2. *Cryptobranchidae*		Holarktisch
Ambystomoidea: in allem gleich wie Hynobiidae, aber mit innerer Befruchtung; Spermatophorenbildung und -Aufnahme durch ♀; durch taktile und odorative Reize ausgelöste Werbehandlungen. Beginn von Geschlechtsunterschieden. Eiablage in Klumpen	Genau gleiche Ausbildung (Fig. 2, A)	Nearktisch
Salamandroidea:		
1. *Plethodontidae:* ähnlich den Ambystomiden, Fehlen der Lungen. Sek. Geschlechtsmerkmale nicht sehr stark ausgeprägt	Gleich primitive Ausbildung, ohne sechstes Zehenrudiment	Vorwiegend nearktisch, eine europäische Art
2. *Salamandridae:*		
Salamandra und *Pleurodeles* mit breitem Schädel, paarigen Intermaxillaria, Arcus frontotemporalis sehnig oder schon verknöchert, Paroccipitalecken fehlend, niedrige Neurapophysen. Innere Befruchtung mit Spermatophorenablage nach Umklammerung der Vorderbeine des ♀ von unten her durch die Vorderbeine des ♂, am Oberarm desselben Brunftschwielen, Geschlechtsunterschiede nicht stark ausgeprägt, Eiablage in Klumpen, teilweise vivipar	Im Carpus charakteristische Verwachsung des Ulnare mit dem Intermedium. Im Tarsus freibleibendes Tarsale 5 (Fig. 2, B)	Aeusserste südwestliche Paläarktis, Salamandra mit Ausstrahlung nach Osten und Norden
Tylototriton wie *Pleurodeles*, aber mit hohen breiten Neurapophysen	Tarsale 5 mit Tarsale 4 verwachsen (Fig. 2, C)	Tertiär westl. Paläarktis, rezent östl. Paläarktis
Taricha ähnlich *Pleurodeles*, aber Intermaxillare unpaar, Paroccipitalecken vorhanden, sehr niedrige Neurapophysen. ♂ umklammert mit Vorderbeinen von oben das ♀ hinter dessen Vorderbeinen. Geringe Geschlechtsunterschiede, Eiablage meist in kleinen Klumpen	Tarsale 5 frei (Fig. 2, B)	Westl. Nearktis

	Carpus und Tarsus	Verbreitu
Euproctus (Hypselotriton, Pachytriton) in vielem ähnlich Taricha, aber mit hohen schmalen Neurapophysen. ♂ umklammert mit Schwanz und Hinterbeinen das ♀. Geringe Geschlechtsunterschiede. Eiablage einzeln. Schädel länglich.	Tarsale 5 frei (Fig. 2, B)	Aeussers westliche östl. Palä arctis
Diemictylus in vielem mit Triturus übereinstimmend, jedoch Umklammerung des ♀ durch das ♂ am Hals und Kopf mit Hinterbeinen, Ausbildung von Brunftschwielen, noch keine geschl. Färbungsunterschiede, Eiablage einzeln	Tarsale 5 mit 4 verschmolzen (Fig. 2, C)	Oestliche Nearktis
Cynops wie Triturus, geschlechtliche Färbungsunterschiede nicht so deutlich, keine Kammbildungen	Tarsale 5 mit 4 verschmolzen (Fig. 2, C)	Oestliche Paläarctis
Triturus: länglicher Schädel, unpaare Intermaxillare. Arcus frontotemporalis sehnig oder knöchern, Paroccipitalecken fehlend oder vorhanden. Kein Amplexus mehr, taktile Reizung durch Peitschen der Flanken des ♀ durch den Schwanz des ♂, Zuwedeln von Duftstoffen, visuelle Erregung durch im extremen Falle sehr ausgeprägte gestaltliche und farbige Geschlechtsunterschiede, Kammbildungen, hohe Neurapophysen.	Tarsale 5 mit 4 verschmolzen (Fig 2, C)	Westlich Paläarctis

bis zu den permo-carbonischen ersten Tetrapoden zurückreicht, jemals südlich des Aequators eine grössere Verbreitung gefunden hätten. Ihr Entwicklungszentrum ist immer ein holarktisches gewesen, wobei frühzeitig die Sonderung in drei Differenzierungsgruppen in Erscheinung tritt, von welchen die Cryptobranchoidea in den Hynobiidae, der primitivsten Urodelen-Familie überhaupt, durch ihre Beschränkung auf Ostasien durchaus den Eindruck eines Reliktes machen, und in der Familie der Cryptobranchidae mit ihrer disjunkten Verbreitung in Nordamerika und Japan-China, sowie fossil im Miocän Europas, sich ebenfalls als ein Ueberbleibsel einer früher über die ganze nördliche Erdhalbkugel verbreiteten Urodelengruppe zu erkennen geben. Demgegenüber scheinen die Ambystomoidea von Anfang an eine rein nearktische Differenzierungsform gewesen zu sein, während die Salamandroidea in eine nearktische Gruppe, die Plethodontidae, und eine paläarktische, die eigentlichen Salamandridae, sich sonderten (vgl. Fig. 3). Was für geomorphologische Momente bei dieser Entwick-

ung eine Rolle spielten, dürfte sehr schwierig zu ermitteln sein. lles spricht jedoch dafür, dass zu Beginn der Tertiärepoche die onderung der Urodela in die erwähnten drei Hauptgruppen ereits durchgeführt war. Im Paläarktischen Raum nahm seitdem ie Entwicklung der Salamandridae eine viel reichlichere und öher hinauf führende Differenzierung, als jene der Ambystomidae nd Plethodontidae in der Nearktis. In den vorliegenden Ausührungen wurde versucht, ihren Verlauf zu schildern und die sie eranlassenden Faktoren nachzuweisen.

LITERATUR

940. BERTSCH, K. *Geschichte des deutschen Waldes.* Jena (Fischer).
910. BOULENGER, G. A. *Les Batraciens.* Paris.
935. HERRE, W. *Die Schwanzlurche der mitteleocänen Braunkohle des Geiseltales und die Phylogenie der Urodelen unter Einschluss der fossilen Formen.* Zoologica 87.
935. —— *Ueber Oligosemia spinosa Navás, einen fossilen Schwanzlurch aus dem spanischen Tertiär.* Palaeont. Z. 17.
939. —— *Studien an asiatischen und nordamerikanischen Salamandriden.* Abh. Ber. Mus. Naturk. Magdeburg 7.
941. —— *Palaeopleurodeles hauffi nov. gen. nov. spec., ein fossiler Schwanzlurch aus dem Miozän Süddeutschlands.* Zool. Anz. 134.
928. MEISE, W. *Die Verbreitung der Aaskrähe (Formenkreis Corvus corone* L.). J. Orn., 76.
931. NOBLE, G. K. *The Biology of the Amphibia.* New York and London.
936. RENSCH, B. *Studien über klimatische Parallelität der Merkmalsausprägung bei Vögeln und Säugern.* Arch. Naturgesch. N. F. 5.
912. SCHREIBER, E. *Herpetologia europaea.* Jena (Fischer).
925. SOERGEL, W. *Die Gliederung und absolute Zeitrechnung des Eiszeitalters.* Fortschr. Geol. Palaeont. 13.
921. STEINER, H. *Hand und Fuss der Amphibien, ein Beitrag zur Extremitätenfrage.* Anat. Anz. 53.
927. STRESEMANN, E. *Die Entwicklung der Begriffe Art, Varietät, Unterart in der Ornithologie.* Mitt. Verein. Sächs. Orn. 2.
935. WOLTERSTORFF, W. und W. HERRE. *Die Gattungen der Wassermolche der Familie Salamandridae.* Arch. Naturgesch. N. F. 4.
946. ZEUNER, F. E. *Dating the Past, an Introduction to Geochronology.* London.

No 30. **E. Kupka** und **M. Sedlnitzky**, Graz. — Ueber die Wirkung von Wirkstoff-„T"-Präparaten auf den überlebenden Darm des Meerschweinchens. (Mit 1 Tabelle und 8 Abbildungen.)

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Graz.)

Schon in der älteren Literatur (Cornelius 1853) finden wir die Angabe, dass ein Aufguss der Küchenschabe, *Blatta orientalis*, von den Eingeborenen auf Bermuda als Heilmittel gegen Tetanus und Keuchhusten verwendet wurde. Wohl sind die betreffenden Angaben, die von Seefahrern und Schiffsärzten um 1835 mitgeteilt wurden, fast ganz in Vergessenheit geraten. Aber wie schon oft, so zeigt sich auch hier wieder, dass in den Erfahrungen der alten Volksmedizin viel wertvolles Beobachtungsmaterial aufgesammelt liegt.

Treten wir, mit unserem jetzigen Wissen ausgestattet, wieder an dieses Naturheilmittel heran, so sehen wir, dass es wohl hauptsächlich der Wirkstoff „T" ist, den wir auch reichlich in der Küchenschabe antreffen, der die krampflösende Wirkung entfaltet.

Angeregt durch diese alten Literaturangaben stellte Kupka (1948) eine antispasmodische Wirkung von „T"-Präparaten bei schweren Strychninintoxikationen weisser Mäuse und Ratten fest. In Erweiterung dieser Versuche, fanden Kupka u. Gubler (1949), dass „T"-Präparate am Meerschweinchen einen gewissen Schutz gegen die durch Histaminnebel ausgelöste Bronchialkonstriktion ausüben.

Bei diesen beiden Untersuchungen waren zwei Faktoren unberücksichtigt geblieben: Erstens eine genaue Abgrenzung gegenüber den Vitaminen des B-Komplexes und zweitens die Frage nach dem Ort der Wirkung von „T"-Präparaten.

Zur Weiterführung der Versuche erwies sich der Dünndarm des Meerschweinchens als sehr geeignet. Die Tiere wurden durch einen Genickschlag getötet, ausgeblutet und sofort aufseziert. Der noch körperwarme Darm wurde unter möglichster Schonung mit Schere und Pinzette herausgeholt und mehrmals mit warmer

'yrodelösung durchspült. Ein ca. 2 cm langes Stück kam in ein lurchlüftetes Tyrodebad, das in einem Ultrathermostaten auf ;enau 38° C gehalten wurde. Der Tonus, bzw. die Bewegungen les Darmes, konnten auf einem Russkymographion aufgezeichnet verden. Nach Beendigung jedes Testes erfolgte ein dreimaliges uswaschen des Präparates mit Tyrodelösung von 38° C.

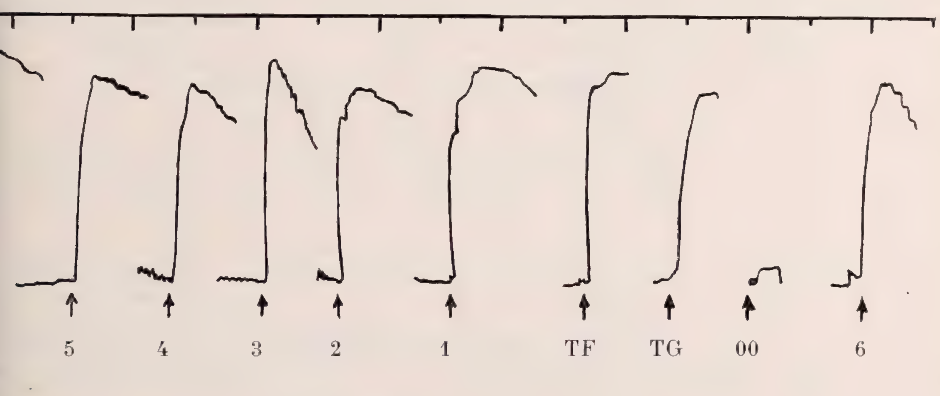


Abb. 1.

us verschiedenen Aufnahmekurven sind die Erschlaffungsausschläge der entsprechenden Präparate zusammengestellt. Bezeichnung der Kurven, bzw. der Präparate, siehe Tab. 1. Oben Zeitmarke von je 5 zu 5 Minuten.

Indem wir von dem jetzt medizinisch gebräuchlichen Vitamin — „T“ — Goetsch ausgingen, stellten wir uns 9 verschiedene „T“-Präparate her. Wir trachteten dabei möglichst viel an Eiweissörpern, anderen B-Vitamin-Faktoren und an Phosphaten aususchalten. Alle so erhaltenen Präparate wurden dann wieder auf ie Ausgangsdichte, d. i. 1,2 mal schwerer als Wasser, eingestellt. Eine Uebersicht über die so erhaltenen Präparate findet sich in Tabelle 1. Im Versuche wurde dann jeweils soviel „T“-Präparat ugesetzt, dass die Badeflüssigkeit 0,1% der ursprünglichen „T“-Lösung enthielt.

Es zeigte sich, dass alle „T“-haltigen Präparate ein Erschlaffen es Darmes hervorrufen (Abb. 1). Dabei ist auffallend, dass die Grösse der Dehnung weitgehend unabhängig vom Reinheitsgrad es Präparates ist. Lediglich bei Zusatz der Lösung 00 konnte

TABELLE 1.

Bezeichnung des Präparates:	Angewendete Behandlungsmethoden:	Noch vorhandene Vitamine:
T G	Rohprodukt für die medizinische Praxis	
T F	Rohprodukt für Tierfütterungsversuche	
1	Eiweissfällungen	B_1 und B_2, T
2	Eiweissfällungen u. Dialyse	B_1 und B_2, T
3	Eiweissfällungen, UV-Bestrahlung (20 Min, 1 cm Schichtdicke)	B_1, T
4	Eiweissfällungen, Phosphatfällungen	B_1 ?, B_2, T
5	Eiweissfällungen, Phosphatfällungen, Dialyse.	B_1 ?, B_2, T
6	Eiweissfällungen, Phosphatfällungen, UV-Bestrahlung.	T, B_1 u. B_2 höchstens Spuren
7	Eiweissfällungen, Phosphatfällungen, UV-Bestrahlung, Dialyse.	T, B_1 u. B_2 höchstens Spuren
0 [1]	Eiweissfällungen, Phosphatfällungen, UV-Bestrahlung, Dialyse, 1 Stunde bei PH 8,5 gekocht.	T
0 0	Eiweissfällungen, Phosphatfällungen, UV-Bestrahlung, Dialyse, 1 Stunde bei PH 10 gekocht.	—
Alle Präparate wurden auf eine Dichte von 1,2 mal schwerer als Wasser eingestellt.		

[1] Der B_1-Gehalt bei dieser Lösung ist im Tyrodebad nach Bestimmung am Phycomycestest durch Prof. K. Umrath höchstens ca. 0,002 γ pro ccm. Bei Verwendung reinen B_1-Präparate war in unseren Versuchen eine Konzentration von 5,0 γ pro ccm noch unwirksam, hingegen waren 50,0 γ pro ccm bereits durch Erschlaffung des Darmes gekennzeichnet

keine Wirkung festgestellt werden, hingegen zeigte das praktiscl B_1-freie Präparat 0 noch den typischen Ausschlag. [1]

Steigert man die Konzentration des Bades durch weitere Zugaben von „T" ohne dabei die Tyrode zu wechseln, so kommt e

[1] Eine Ionenwirkung ist auszuschliessen, da die gelöste Asche hergestell bei 800° C im Platintigel durch Prof. Musil, anorg. chem. Inst. d. Univ. Graz in entsprechender Konzentration angewendet keine Erschlaffung bedingt. — Eine spezielle Wirkung von K-Ionen ist unmöglich, da die B^1 und T-Zerstörung sowohl mit NaOH wie mit KOH durchgeführt wurde.

zu keiner neuerlichen Erschlaffung mehr (Abb. 2). Nachdem aber mit reiner Tyrode ausgewaschen wurde, ist der „T“-Effekt sofort wieder reproduzierbar.

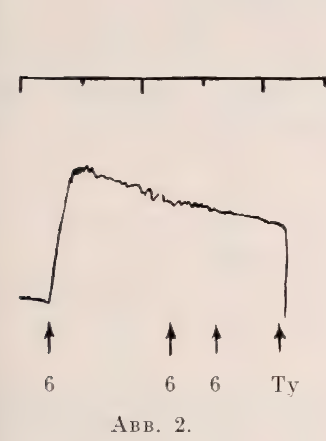


ABB. 2.
Die Erschlaffung des Darmes kann durch reine „T“-Präparate nicht mehr additiv gesteigert werden. Ty = Tyrodelösung.

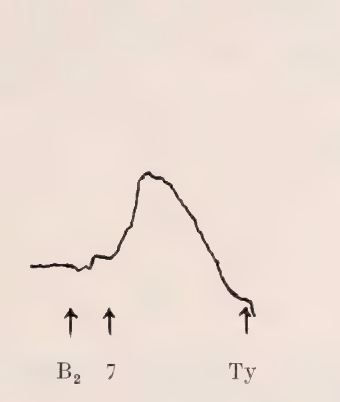


ABB. 3.
Vitamin B_2 verursacht keine Erschlaffung; das „T“-Präparat ist nach B_2 noch wirksam.

Es kam uns nun darauf an, festzustellen, ob nicht eine der in Frage kommenden B-Vitaminkomponenten die gleiche Wirkung auf den Darm hat. Sowohl B_2 wie auch B_6 (reine synthetische Präparate) haben keine Tonussenkung zur Folge (Abb. 3 u. 4). Hingegen kommt es bei Zusatz von Vitamin B_1 (Konzentration im Tyrodebad 0,05%) ebenfalls zu einer Dehnung des Darmes. Hierbei kann aber die B_1-Erschlaffung durch weitere Gaben von B_1 gesteigert werden und es ist auch möglich sie zu der durch „T“ bedingten Tonussenkung zu addieren (Abb. 5 u. 6).



ABB. 4. — Vitamin B_6 selbst 2 mal gegeben bedingt keine Dilatation. Wirkstoff „T“ ist wirksam.

In einer weiteren Versuchsserie konnte gezeigt werden, dass

durch massive Gaben von Histamin (10^{-5}) bedingte starke Kontraktionen des Darmes, durch gereinigte ,,T"-Präparate nicht aufgehoben werden können, und zwar auch dann nicht, wenn mit

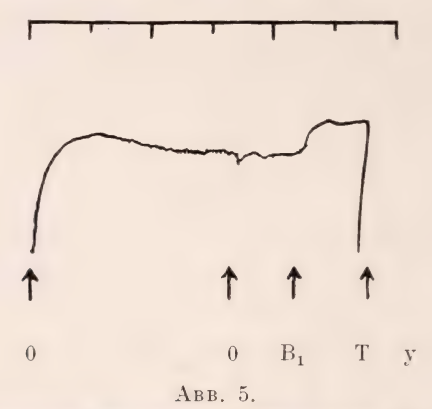


Abb. 5.

Das B_1-freie ,,T"-Präparat erzeugt eine Erschlaffung, die durch eine zweite Gabe nicht gesteigert werden kann, wohl aber durch ein Hinzufügen von Vitamin B_1.

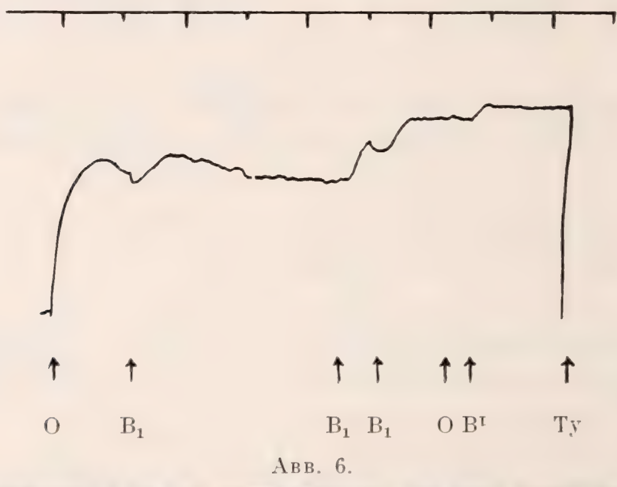


Abb. 6.

Das ,,T"-Präparat 0 ist nur einmal wirksam; bei jeder neuerlichen Zugabe von B_1 kommt es hingegen zu einem weiteren Nachlassen des Turgors.

den 10 fachen Dosen von ,,T" gearbeitet wird. Erst bei Anwesenheit von B_1 ist der Histamineffekt aufhebbar (Abb. 7). Verwendet man aber das gewöhnliche Wirkstoff —,,T"—Präparat (TG), so kann die Histaminkontraktion direkt aufgehoben werden. Die Wirkung

von TG ist überdies additiv, woraus hervorgeht, dass hier noch beträchtliche Mengen von Vitamin B_1 vorhanden sind.

Es ist in diesem Zusammenhang vielleicht recht interessant darauf hinzuweisen, dass GOETSCH (1950) der mit Seeigelspermien experimentiert, diese unsere Ergebnisse auch an seinem Objekt bestätigen konnte. Auch bei ihm zeigte es sich, dass bei der Anfangsbeweglichkeit der Spermien eine additive Wirkungssteigerung durch „T“ und B_1 zustande kommt.

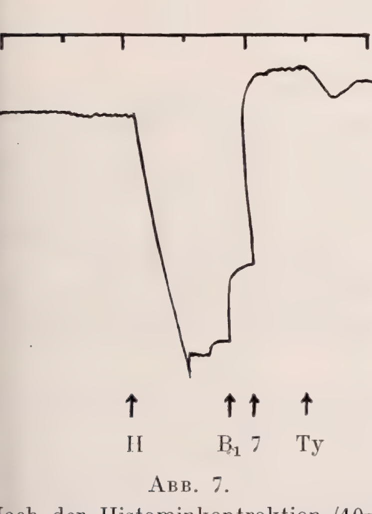


ABB. 7.

Nach der Histaminkontraktion (10^{-5}) ist B_1 und T zusammen wirksam. Der ursprüngliche Spannungszustand des Darmes wird wieder erreicht.

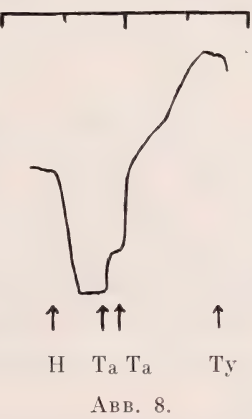


ABB. 8.

Nach einer Histaminkontraktion erschlafft der Darm, wenn das Präparat T G zugesetzt wird. Diese Dilatation kann additiv gesteigert werden. Im Präparat T G wirken sowohl die „T“-Komponente als auch das Vitamin B_2 zusammen.

Eine genaue Abgrenzung zwischen Wirkstoff „T“ und den wasserlöslichen Vitaminen konnte LECLERCQ (1950) mit einem Wachstumstest an Tenebriolarven durchführen.

Auf Grund des jetzt vorliegenden Materials können wir sagen, dass der Wirkstoff-„T“ eine dilatierende Wirkung auf den Darm des Meerschweinchens ausübt. Diese Wirkung kann mit B_1 noch gesteigert werden. Dies ist insbesonders dann von Bedeutung, wenn wir die antagonistische Wirkung von „T“ gegenüber dem Histamin mit in Betracht ziehen.

Andererseits sehen wir, dass die „T“-Wirkung unabhängig vom Zentralnervensystem ist und ein antispasmotischer Effekt nicht

nur für die quergestreifte Skelettmuskulatur, sondern auch für die glatte Muskulatur des Darmes besteht. Ob hier ein direkter Einfluss auf die Muskelzellen ausgeübt wird, oder ob noch nervöse Elemente mit beteiligt sind, werden erst weitere Versuche zeigen können.

Es ist denkbar, dass die Tonussenkung durch Wirkstoff-„T“ vielleicht auch direkt zu einer besseren Verwertung der Nahrung beiträgt.

ZUSAMMENFASSUNG:

Am überlebenden Meerschweinchendarm kommt es, wenn man zur Tyrodelösung Wirkstoff-„T“ zusetzt, zu einem Nachlassen des Muskeltonus. Dieser Effekt bleibt auch erhalten wenn Eiweiss-körper, Phosphate und die wasserlöslichen Vitamin-B-Komponenten weitgehend ausgeschaltet werden. Er kann durch mehrmalige Gaben von Wirkstoff-„T“ nicht additiv gesteigert werden.

Vitamin B_1 hat ebenfalls eine erschlaffende Wirkung auf den Darm, die sich aber im Gegensatz zum „T“-Effekt additiv steigern lässt.

Die durch Wirkstoff-„T“ bedingte Dilatation lässt sich zu der durch Vitamin B_1 hervorgerufenen hinzufügen.

B_1-freie „T“-Präparate können starke Histaminkontraktionen (10^{-5}) nicht aufheben. Bei gleichzeitigem Vorhandensein von Vitamin B_1 sind auch diese starken Kontraktionen im Sinne eines Antagonismus ausgleichbar.

LITERATUR

1948. Abderhalden, E. u. G. Mouriquand, *Vitamine und Vitamin therapie.* Gordonoff's Handb. d. Therapie. Lief. 1. Verla H. Huber, Bern.

1853. Cornelius, C. *Beiträge zur näheren Kenntniss von Periplanet (Blatta) orientalis* Linné. Verlag Friderichs, Elberfeld.

1949. Goetsch, W. *Entdeckung und Bedeutung des Wirkstoffs T.* Rev Suisse Zool., *56*.

1950. —— *Untersuchungen über den Einfluss von Wirkstoffen un Aminosäuren auf das Sperma von Seeigeln*, 1. Mitt. Pubbl. Staz. Z. Napoli (Im Druck.)

948. KUPKA, E. *Ueber die Wirkung von Torutilin (Vitamin T) auf Strychninintoxikationen.* Z. f. Vit.-Horm.- u. Fermentforsch., *2.*, 3/4.
949. KUPKA, E., u. H. U. GUBLER. *Ueber die Wirkung von Torutilin (T-Vitamin-Goetsch) auf die durch Histaminnebel ausgelöste Bronchialkonstriktion des Meerschweinchens.* Z. f. Vit.-Horm.- u. Fermentforsch., *2.*, 5/6.
950. LECLERCQ, J. *La vitamine T, facteur de croissance pour les larves de Tenebrio molitor.* Arch. intern. de Physiolog. *57.*
944. STEPP, W., J. KÜHNAU, u. H. SCHROEDER. *Die Vitamine und ihre klinische Anwendung.* 6. Auflg. Verlag Enke, Stuttgart.

No 31. **E. Kupka,** Graz. — Mitosebeeinflussung durch Pyronin. (Mit 10 Textabbildungen.)

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Graz.)

Die moderne Cytologie tritt immer mehr aus dem Stadium einer deskriptiven, bzw. rein morphologischen Forschung heraus und es entwickelt sich eben vor unseren Augen ein neuer Wissenszweig, eine spezielle Physiologie und Pathologie der Zelle.

Besonders in Anbetracht der grossen medizinischen Bedeutung bösartiger Geschwülste einerseits und der durch Bestrahlungen, Lostwirkung und karzinogene Substanzen bedingten Anomalien anderseits, ist heute das Studium von Mitosegiften in den Vordergrund wissenschaftlicher Forschung getreten.

POLITZER (1934) konnte sich in seiner Zusammenfassung, „Pathologie der Mitose“, noch hauptsächlich auf die durch Röntgen- und Radiumstrahlen bedingten Störungen der Mitose beschränken. Inzwischen ist eine Reihe von Stoffen mit für die Mitose pathogener Wirkung gefunden und z. T. weitgehend analysiert worden. Diese Substanzen zeigen ein verschiedenes Wirkungsmuster, das wir uns an Hand einiger Beispiele kurz vor Augen führen wollen.

Wir kennen im Colchicin einen Stoff, der, in physiologischer Konzentration angewendet, lediglich im Bereiche des Atraktoplasmas wirksam ist. Die Störung in der Ausbildung einer Teilungs-

spindel führt durch Nichttrennen der chromosomalen Spalthälften zur Polyploidie. Diese Eigenschaften waren von DUSTIN (1934) entdeckt und von LEVAN (1937, 1938) an *Allium cepa* — Wurzelspitzen genau studiert worden. Chloralhydrat, Acenaphthen, Thymol und andere zeigen eine ähnliche Wirkung.

Neben diesen „Spindelgiften" gibt es Substanzen, die HOHL (1949) als „Chromosomenaktive Stoffe" bezeichnet. Als Vertreter katexochen dieser Gruppe kann das Trypaflavin genannt werden. Schon 1934 von DUSTIN auf seine mitosestörende Wirkung getestet, wurde es von BUCHER (1939) an Fibrocytenkulturen *in vitro* und von BAUCH (1947) an *Allium cepa* sowie von HOHL (1949) an *Vicia faba* in seiner Wirkung studiert. Auf Grund der Untersuchungen von LETTRÉ (1946) und HOHL (1949) können wir heute annehmen, dass die Trypaflavinwirkung in engem kausalen Zusammenhang mit der frei zur Verfügung stehenden Ribonucleinsäure steht. Das geht aus Versuchen hervor, die zeigten, dass eine Zugabe von Ribo- und Desoxyribonucleinsäure die mitosestörenden Trypaflavineffekte erlöschen lässt.

Bei den durch Trypaflavin hervorgerufenen pathologischen Mitosen treten in der Anaphase zwischen den auseinanderweichenden Tochtersternen zahlreiche Chromatinbrücken auf. Sowohl BAUCH (1947) wie HOHL (1949) nehmen an, dass es sich hier um Veränderungen im Bereiche der Matrixschichte der Chromosomen handle. Für diese Ansicht sprechen auch lokal begrenzte Verklebungen, die in der Prophase sichtbar werden.

Eine weitere Type von Mitosestörungen ist durch die Wirkung von Lost (Nitrogen-Mustard) gegeben. Dieser Stoff verursacht sowohl Genmutationen als auch Mitosestörungen, die denen nach Röntgenbestrahlung entsprechen. Einzelne Chromosomen bleiben während der Anaphase in der Aequatorialebene liegen, andere liegen u. U. etwas abseits. Es wird heute angenommen, dass hier ein „Treffer" im Sinne einer Mutation im Bereiche des Centromeres vorliegt (HOHL, 1949).

Nach dem bisher bekannten, erschien es von Interesse einen Stoff herauszugreifen, der bekanntermassen eine besondere Affinität zu den Nukleinsäuren hat, der für die Zelle wenig giftig ist und gut in die Gewebe eindringt. Eine Substanz, die diese Bedingungen weitgehend erfüllt, ist im Pyronin gegeben. Das Pyronin gehört zu den ringgeschlossenen Chinonfarbstoffen

und ist ein Xanthyliumsalz (KARRER 1948). Es wurde von PAPPENHEIM (1908) in die mikroskopische Technik eingeführt und ist in Form des Gemisches Methylgrün-Pyronin nach UNNA heute zur Unterscheidung von Thymo- und Ribonucleinsäure viel verwendet (BRACHET 1945).

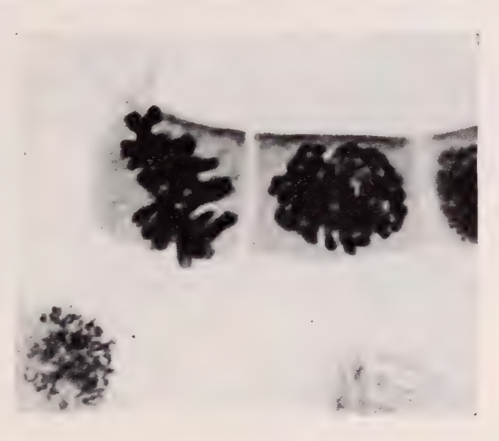


ABB. 1. — Metaphaseplatte von der Seite und ein Kern am Ende der Prophase. In beiden Zellen sind die Chromosomen abnormal verkürzt und verdickt. — *Allium cepa* — Wurzelspitze. 1 Stunde Pyronin 10^{-3} dann sofort fixiert. Carnoy, KES-Quetschpräparat. Vergr. ca 835 ×.

In einer Reihe von Versuchen wurden die Wurzelspitzen von *Allium cepa* in Pyroninlösungen von einer Verdünnung von 10^{-5}, 10^{-4} und 10^{-3} eingetaucht. Bei Versuchen mit Verdünnungen von 10^{-4} und 10^{-3} wurde die Farbstofflösung jeweils eine Stunde einwirken gelassen und dann in Brunnenwasser ausgewaschen. In der Verdünnung von 10^{-5} konnten die Wurzeln dauernd in der Lösung belassen werden, da innerhalb der ersten zwei Wochen keine Hauptwurzeln abgestorben sind und noch immer, wenn auch verlangsamt, Seitenwurzeln neu ausgebildet wurden. Die im 1-Stundenversuch verwendeten Wurzelspitzen wurden in Carnoy fixiert, in Salzsäurealkohol mazeriert, in Karminessigsäure gequetscht und sodann über Alkohol in Euparal montiert. Das Material aus dem Dauerversuch wurde in Nawaschin fixiert, eingebettet, geschnitten und Feulgen-Lichtgrün gefärbt.

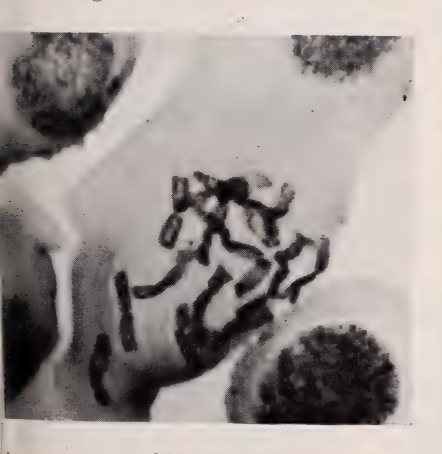


ABB. 2. — Metaphasechromosomen abnormal verkürzt. Längsspalt und Spindelansatzstelle deutlich sichtbar. Stark gequetscht. 1 Stunde Pyronin 10^{-4} dann ½ Stunde Brunnenwasser. Sonst wie bei Abb. 1.

— Zur Herstellung der Lösungen wurde Pyronine Gvon „The British Drug Houses Ltd. London", Nr. 406624 / 490311 und Nr. 406624 / 490131 verwendet.

Der Effekt der Pyroninbehandlung ist ein sehr umfassender und es kommt bei allen verwendeten Konzentrationen zu Störungen im Ablaufe der Mitose.

Bei einer Konzentration von 10^{-4} und 10^{-3} stehen Verkürzungen und Verdickungen der metaphasischen Chromosomen im Vordergrund (Abb. 1) der induzierten Erscheinungen. Zugleich kommt es zu Störungen in der Ausbildung der Teilungsspindel. Als Folge davon finden wir vielfach gespaltene Chromosomen, die nur noch an der Spindelansatzstelle zusammenhängen und die über den ganzen Zellraum verteilt liegen. Diese Bilder erinnern ungemein an die durch Colchicin bedingten, im Bereiche des Atraktoplasmas auftretenden Störungen (Abb. 2, 3, und 4).

Bei allen untersuchten Konzentrationen fanden sich Zellen, in denen in der Anaphase die beiden Tochtersterne durch Chromatinbrücken miteinander verbunden waren. Die Häufigkeit dieser

---

Abb. 3.

Chromosomen liegen inder Metaphase über die ganze Zelle verteilt, sind verkürzt und deutlich längsgespalten. Typus einer C—Mitose. 1 Stunde Pyronin 10^{-4} dann ½ Stunde Brunnenwasser. Sonst wie bei Abb. 1.

Abb. 4.

Metaphase. Die gespaltenen stark verkürzten Chromosomen sind über die ganze Zelle verteilt. Typus einer C-Mitose. 1 Stunde Pyronin 10^{-3} dann 1 Stunde Brunnenwasser. Sonst wie bei Abb. 1.

Abb. 5.

Drei bis vier Chromatinbrücken bei späterer Anaphase. 1 Stunde Pyronin 10^{-4} dann ½ Stunde Brunnenwasser. Sonst wie bei Abb. 1.

Abb. 6.

Zahlreiche verschieden starke Chromatinbrücken bei späterer Anaphase 1 Stunde Pyronin 10^{-3} dann ½ Stunde Brunnenwasser. Sonst wie bei Abb. 1.

Abb. 7.

Sehr starke Brückenbildung, die einen weiteren Ablauf der Mitose unmöglich macht. 1 Stunde Pyronin 10^{-3} dann ½ Stunde Brunnenwasser. Sonst wie bei Abb. 1.

Abb. 8.

Prophasekern. An zahlreichen Stellen sind Verklebungen und Verklumpungen der Chromosomen erkennbar. 1 Stunde Pyronin 10^{-3} dann sofort fixiert Sonst wie bei Abb. 1.

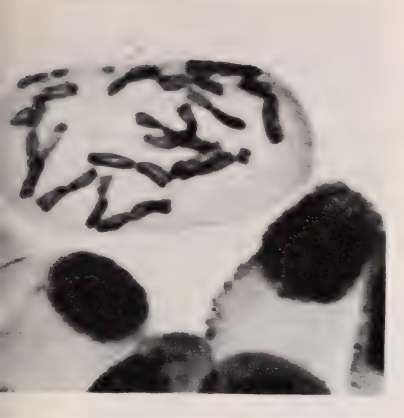


Abb. 3.

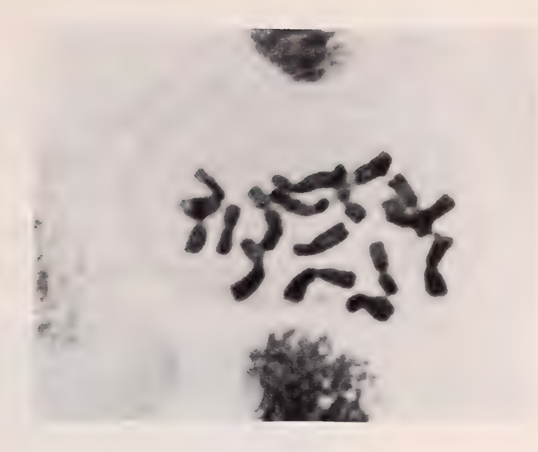


Abb. 4.



Abb. 5.

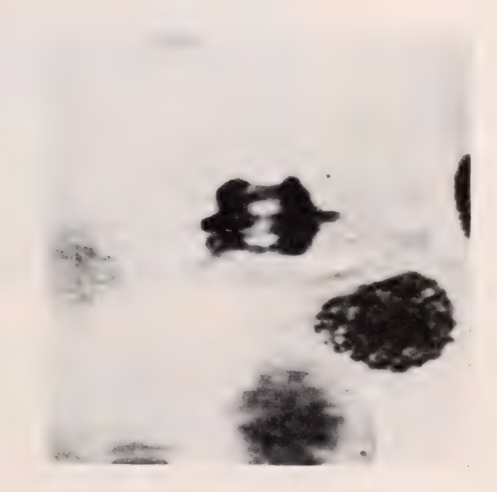


Abb. 6.

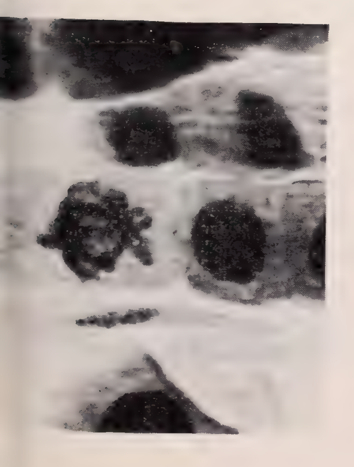


Abb. 7.

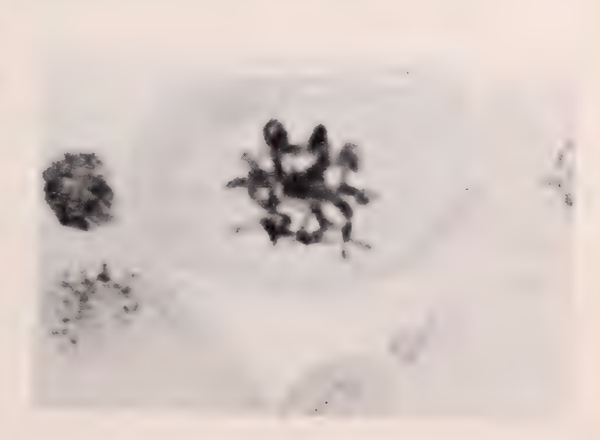


Abb. 8.

Mitoseabnormität scheint nach den bisher vorliegenden Versuchen mit der angewendeten Pyroninkonzentration anzusteigen. Die Anzahl der zwischen den Chromosomen auftretenden Brücken schwankt zwischen einer bzw. wenigen (Abb. 5) bis sehr zahlreichen (Abb. 6) und kann u. U. so intensiv sein, dass eine Trennung der Tochterplatten vollkommen verunmöglicht wird (Abb. 7).

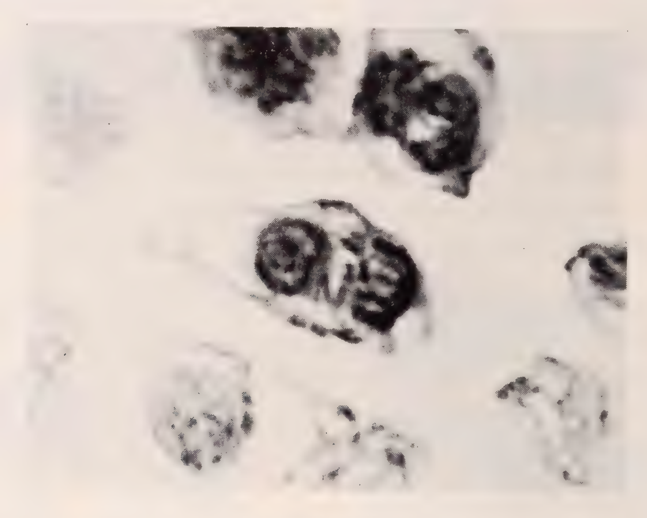


Abb. 9.

Telophase. Die beiden Tochterkerne sind im Uebergang zum Ruhekernzustand verschieden weit fortgeschritten. Zwischen den beiden Kernen finden sich 5 Chromosomen oder Chromosomenstücke. Diese gehören keinem der Kerne an. 7 Tage Pyronin 10^{5-}. Fixiert in Nawaschin. Eingebettet über Methylbenzoat in Paraffin; 10 μ dick geschnitten, Feulgen -Lichtgrün gefärbt. Vergr. ca. 1250 mal.

Wie bei der Trypaflavinwirkung finden wir auch hier in der späten Prophase Verklumpungen und Verklebungen zwischen den Kernschleifen (Abb. 8). Es scheint demnach die Bildung von Chromatinbrücken durch Pyronin ebenfalls durch eine Beeinflussung der Matrixschichte hervorgerufen zu werden. Ein gewisser Unterschied gegenüber dem Trypaflavineffekt ist wohl darin gegeben, dass hier die Brücken weniger dünn und fein fadenartig sind.

Zu meiner grössten Ueberraschung zeigte sich beim Studium der Schnittpräparate, dass bei manchen Mitosen, die normalen Ablauf zeigen, einzelne Chromosomen einfach in der Mitte der Teilungsspindel liegenbleiben können. Es ist dies ein Phänomen, das wir wohl nur mit den durch Röntgenstrahlen und Lost erzeugten

Mitoseschäden vergleichen können. Als Folge dieser individuellen Centromerenlähmung finden sich dann in der Telophase zwischen den beiden Tochterkernen liegengebliebene Chromosomen (Abb. 9).

Ob dem Pyronin neben den eben beschriebenen Wirkungen auf die Mitose auch noch eine Genmutationen auslösende Funktion zukommt, konnte bisher nicht untersucht werden.

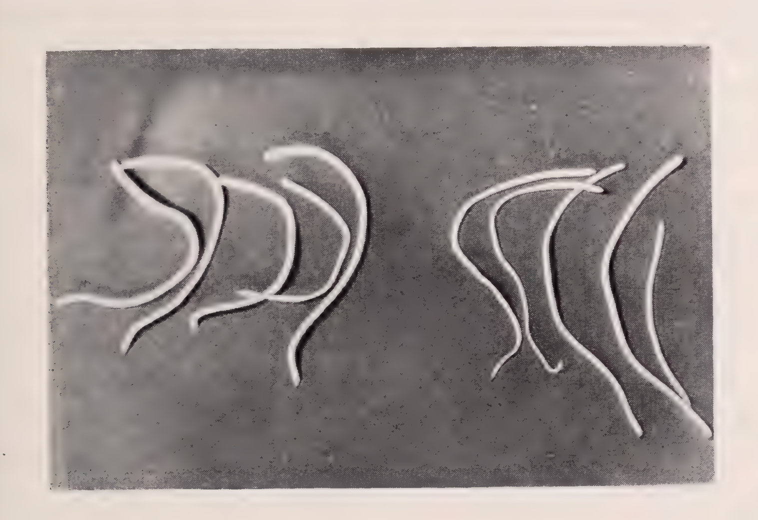


Abb. 10.

Wurzeln von *Allium cepa*. Links 1 Stunde Pyronin 10^{-4} dann 4 Wochen Brunnenwasser. Rechts Kontrollen. Die Verdickung der mit Pyronin vorbehandelten Wurzeln ist deutlich erkennbar. Ungef. ½ nat. Grösse.

Bei der Konzentration 10^{-4} fiel auf, dass die Wurzeln in den darauffolgenden 4 Wochen auch im Brunnenwasser langsamer wuchsen und wie nach Colchicinbehandlung dicker waren als die Kontrollen (Abb. 10).

Im Tierversuch, der mit Meerschweinchen begonnen wurde war eine Menge von 7,1 bzw 5,6 mg Pyronin in physiologischer Kochsalzlösung in 3 bis 4 Raten subkutan in den Rücken injiziert worden. Die Injektionen selbst wurden gut vertragen. Etwa am Ende der 3. Woche nach der ersten Injektion traten kachektische Erscheinungen auf, die trotz reichlicher Nahrungsaufnahme nach ca. 4 Wochen zum Tode führten. Weitere Versuche sind im Gange.

Auf Grund der hier mitgeteilten Befunde scheint es sehr wahrscheinlich, dass wir mit Pyroninlösungen eine Blockade der Nucleo-

proteide zu provozieren vermögen. Dies steht auch in schöner Uebereinstimmung mit den Befunden von STRUGGER (1949). Er konnte am vital gefärbten pflanzlichen Material zeigen, dass in dem zwischen dem IEP (= P_H 4) und einem P_H-Wert von 9 gelegenen Bereich vorzüglich die Nucleinsäuren im Fluoreszenzmikroskop gelblich aufleuchten; d. h., die stark negativ geladenen Nucleinsäuren speichern in diesem P_H -Bereich fast elektiv den dargebotenen Farbstoff.

ZUSAMMENFASSUNG

Pyronin wirkt bei den Wurzelspitzen von *Allium cepa* in Konzentrationen von 10^{-5}, 10^{-4} und 10^{-3} störend auf den Ablauf der Mitose. Es kommt zu C-Mitosen und zugleich ähnlich wie beim Trypaflavin zu Chromatinbrückenbildungen.

Daneben können aber, wie nach Röntgenbestrahlung und nach Lost, auch nur einzelne Centromeren gelähmt werden.

Bei einer Konzentration von 10^{-4} (1 Stunde) wurde im Verlaufe von 4 Wochen eine Verdickung der Wurzeln bei gleichzeitiger Hemmung des Wachstums beobachtet.

Beim Meerschweinchen führen Pyronininjektionen (7,1 bezw. 5,6 mg) über einen nach ca. 3 Wochen beginnenden Kräfteverfall mit Muskelschwund zum Tode.

LITERATUR

1947. BAUCH, R. *Trypaflavin als Typus der Chromosomengifte.* Naturw., *34.*

1945. BRACHET, J. *Embryologie Chimique.* Masson, Paris.

1939. BUCHER, O. *Der Einfluss von Colchicin und Trypaflavin auf den Wachstumsrythmus und die Zellteilung in Fibrocytenkulturen.* Zeitschr. f. Zellf. u. mikr. Anat., *29.*

1941. CASPERSSON, T. *Studien über den Eiweissumsatz der Zelle.* Naturw., *29.*

1934. DUSTIN, A. P. *Action de la colchicine sur le sarcome greffé, type Crocker, de la souris.* Bull. Acad. R. med. Belg., *14.*

1949. Hohl, K. *Experimentelle Untersuchungen über Röntgeneffekte und chemische Effekte auf die pflanzliche Mitose.* Thieme—Vlg. Stuttgart.
1948. Karrer, P. *Lehrbuch der organischen Chemie.* Rascher-Vlg., Zürich.
1947. Lehmann, F. E. *Chemische Beeinflussung der Zellteilung.* Experientia, *3.*
1949. —— *Die Wirkung antimitotischer Stoffe auf das Ei von Tubifex und den regenerierenden Schwanz der Xenopuslarve.* Proceed. of the 6th Intern. Congr. of Experim. Cytology.
1937. Levan, A. *On chromosome fragments in Betunia.* Sv. bot. Tidskr., *31.*
1938. —— *The effect of colchicine on root mitoses in Allium.*, Hereditas., *24.*
1946. Lettré, H., u. R. Lettré. *Aufhebung der Wirkung von Mitosegiften durch chemische Faktoren.*, Naturw., *33.*
1945. Meier, R., u. M. Allgöwer. *Zur Charakterisierung zellteilungswirksamer Substanzen an der Gewebekultur.* Experientia, *1.*
1947. Meier, R., u. B. Schar. *Différenciation de l'action antimitotique sur la cellule animale normale, in vitro.* Experientia, *3.*
1908. Pappenheim, A. *Zur Kenntnis und Würdigung der Methylgrün–Pyronin–Reaktion.*, Fol. haem., *6.*
1948. Parmentier, R. u. P. Dustin. *Early effects of hydroquinone on mitosis.* Nature, *161.*
1949. Pirwitz, J., B. Schwar u. K. A. Seyfarth. *Das Ehrlichasziteskarzinom der Maus als Testobjekt zytostatischer Substanzen. Lost, Urethan, Colchicin, Folinsäure, Miracil.*, Sonderbd. *3.* d. Zeitschr. „Mikroskopie" (Krebsproblem-C. Coronini)-Vlg. G. Fromme & Co. Wien.
1934. Politzer, G. *Pathologie der Mitose.* Protoplasma-Monogr., *7.*
1949. Strugger, S. *Praktikum der Zell- u. Gewebsphysiologie der Pflanzen.*, 2. Aufl., Vlg. Springer, Berlin-Göttingen-Heidelberg.

N° 32. **K. Ponse** et **R. Dovaz,** Genève. — Un cas de tumeurs (adénocarcinomes) multiples chez un cobaye.[1]

[1] Le travail sera publié *in-extenso* dans Annales d'Endocrinologie, Paris. 1950.

Il s'agit de dix tumeurs de tailles très variables, découvertes dans la cavité abdominale d'un cobaye femelle castré depuis longtemps et ayant résorbé une greffe ovarienne dans le pavillon de l'oreille.

Cette femelle présentait un état oestral manifeste, malgré l'absence de tissus ovariens reconnaissables, ainsi qu'une masculinisation du clitoris.

Les tumeurs sont de nature épithéliale, sauf un myofibrome kystique sanglant.

C'est un cas excessivement rare de cystoadénomes végétants chez le cobaye non traité par des oestrogènes.

BULLETIN-ANNEXE
DE LA
REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
(TOME 57)

Juillet 1950

Assemblée générale de la Société suisse de Zoologie

siègeant à Genève, à l'Institut de Zoologie de l'Université
les 1 et 2 avril 1950

sous la précidence de

M. le professeur E. GUYÉNOT

SÉANCE ADMINISTRATIVE

Samedi 1er avril 1950

A 11 heures, M. le professeur Guyénot ouvre la séance en adressant ses souhaits de bienvenue aux participants et présente ses félicitations à MM. les professeurs F. Baltzer et B. Peyer qui ont atteint leur quarantième année de sociétariat.

Rapport du Président pour l'année 1949.

Lors de l'Assemblée annuelle de la S. H. S. N. à Lausanne, la Société Suisse de Zoologie s'est réunie en séance commune avec la Société entomologique, sous la présidence de M. le Dr F. Keiser. Des communications ont été présentées par les membres suivants de notre Société: MM. Andres (Berne), Corti (Zurich), Fischberg et Beatty (Edinburgh), Galera (Zurich), Guyénot et Danon (Genève), Lehmann (Berne), Sobels (Zurich).

Nous avons à déplorer le décès de trois de nos membres, MM. T. Delachaux, P. Murisier et A. Naef. Le Dr T. Delachaux (1879-1949), élève de Fuhrmann, professeur au gymnase et aux

écoles de Neuchâtel, conservateur du musée d'Ethnographie et du musée d'Histoire naturelle de cette ville, fut à la fois un naturaliste et un artiste-peintre apprécié. Excellent illustrateur des publications de FUHRMANN, il se spécialisa dans l'étude des Cladocères; il se livra, dans le Jura, à des explorations spéléologiques qui lui permirent de trouver une *Bathynella* nouvelle et de faire la découverte sensationnelle d'une Annélide polychète, *Troglochaetus beranecki*. Ethnologue averti, DELACHAUX publia des études appréciées sur les poteries anciennes de Colombie.

Le professeur P. MURISIER (1886-1950) fut d'abord assistant puis chef des travaux du professeur H. BLANC, de Lausanne. Il contribua beaucoup à l'organisation du Musée zoologique du Palais Rumine, qui est un chef-d'œuvre de présentation pédagogique. Il fut nommé professeur, en remplacement de BLANC, en 1929; son état de santé ne lui permit pas de remplir cette charge, mais il devint directeur du Musée d'Histoire naturelle. On se souvient de ses beaux travaux sur la furonculose de la truite, la pigmentation des poissons, l'inversion sexuelle chez les oiseaux, la greffe de l'œil chez les poissons. La maladie l'obligea à prendre sa retraite dans sa ville de Vevey à laquelle il resta toujours fidèle.

Le professeur Adolf NAEF (1883-1949) fut élève de A. LANG et publia en 1909 sa thèse sur le système coelomique des Céphalopodes. Ce fut le début d'une longue et brillante série de travaux consacrée à ce groupe que NAEF poursuivit pendant des années à la station de Naples et qui devaient aboutir à une Monographie remarquable des Céphalopodes de la Méditerranée ainsi qu'à un livre sur les Céphalopodes fossiles. A. NAEF fut d'abord pendant deux ans professeur à l'Université de Zagreb; il fut ensuite nommé professeur à l'Université du Caire où il fit une longue carrière. En plus de nombreuses publications d'ordre zoologique, NAEF aborda l'étude de problèmes plus généraux relatifs à la Morphologie et à la Phylogénie. Il prépara un Traité d'Anatomie comparée qui n'a malheureusement pas encore pu être édité.

Nous avons le regret d'enregistrer la démission de quatre membres: MM. Dr D. BOVET (Rome), A. BURGER (Neuchâtel), Dr H. SCHÄFER (Bâle), Dr M. WEBER (Granchamp-Areuse).

Subvention. — Par l'intermédiaire de la S. H. S. N., notre Société a reçu, à nouveau, cette année, de la Confédération, une

subvention de 3500 francs, qui a été intégralement versée à la *Revue suisse de Zoologie.*

Revue suisse de Zoologie. — Le volume 56 de la *Revue suisse de Zoologie* qui a paru cette année comprend 790 pages, 2 planches, 538 figures et 57 tableaux; il a été publié un fascicule supplémentaire de 100 pages pour un mémoire de MM. Feremutsch et Strauss. Le volume comprend 40 travaux portant sur les divers domaines de la Zoologie.

Stations de Naples et Roscoff. — A Naples, la table suisse de travail a été occupée, de mars à septembre, par M. H. Staiger qui y a poursuivi des recherches sur la cytologie de *Murex trunculus* et sur les œufs de divers Prosobranches. M. Stampfli y a travaillé de septembre à décembre; il a étudié le rein et la sécrétion urinaire des Lophobranches.

A Roscoff, M. Staiger a examiné, de janvier à avril, l'ovogenèse des Prosobranches. M. R. Bovey a suivi le stage destiné aux étudiants des Universités françaises et a recueilli du matériel de Poissons et d'Amphipodes en vue d'une étude des chromosomes.

Rapport du Trésorier.

Le nombre des membres s'élevait, au 31 décembre, à 209, soit un membre d'honneur, un membre à vie, dix membres ayant plus de 40 ans de sociétariat et 197 payant une cotisation.

28 membres, dont 14 habitant à l'étranger, n'ont pas acquitté leur cotisation au 31 décembre. Par contre, plusieurs ont payé par erreur. Je prie respectueusement les anciens membres de noter que dorénavant je considérerai comme contribution bénévole les versements qu'ils persisteront à faire malgré l'avis de dispense qu'ils ont reçu.

Les comptes bouclent par un déficit sérieux: 640 fr. 95. Il s'explique par les retards de cotisations et par les dépenses inaccoutumées en rapport avec le projet de revision des statuts. Les factures qui sont venues de ce fait grever le compte des frais généraux ont dépassé sensiblement mes prévisions, ce qui prouve qu'un trésorier ne doit pas être trop optimiste !

Conformément à la décision de l'assemblée de 1949, et en tenant

compte des conseils financiers que j'ai pu obtenir, j'ai acquis pour 5000 francs de Certificats de dépôt de la Caisse hypothécaire de Genève. C'est un placement d'attente qui est valable jusqu'en 1954. Au compte Capital, on remarquera la disparition du poste Créance sur la Banque d'Escompte. La liquidation de la faillite est achevée et nous avons reçu la somme de 79 fr. 75 pour solde de tout compte. (L'évaluation de 1948 prévoyait 55 francs.)

Récapitulation des Comptes.

A la Banque Pictet:		
Solde exercice 1948	4.778,—	
Intérêts	52,50	
Rétrocession impôts anticipés	31,10	
Solde liquidation Banque d'Escompte .	79,75	
Solde débiteur	100,—	
Achat 5000 francs Certificat de dépôt 3% Caisse hypothécaire		5.015,—
Droits, intérêts dus et frais		26,35
Caisse et Compte de chèques:		
En caisse en janvier 1949	7,24	
Au compte de chèques, janvier 1949 . .	389,13	
Cotisations	1.035,—	
Subside fédéral pour *Revue*	3.500,—	
Prélevé au compte de dépôts	570,—	
Intérêts compte de chèques	1,15	
Subside fédéral versé à la *Revue*		3.500,—
Subvention à la *Revue*		600,—
Subvention à Station de Sempach . . .		200,—
Tirés à part du fascicule de la séance .		310,—
Frais généraux		644,55
Divers		25,—
Solde en caisse en janvier 1950		19,04
Solde au compte de chèques		203,93
	10.543,87	10.543,87

Compte Capital.

10 obligations Danube-Save-Adriatique	50,—
5000 francs Certificats de dépôts Caisse hypothécaire 3%, 1954	5.000,—
Livret de dépôt S. B. S. nº 12.721	1.307,10
	6.357,10

Bilan.

Compte capital . .	6.357,10	Actif janvier 1949 .	7.121,22
Caisse	19,24	Solde débiteur, banque Pictet .	100,—
Compte chèques .	203,93		
Déficit de l'exercice	640,95		
	7.221,22		7.221,22

Budget.

Comme l'an dernier, un projet de budget est difficile à établir. Nous devons prévoir:

600 francs. Subvention à la *Revue.*
600 francs. Subvention à la Station de Sempach.
100 francs. Subvention au Comité annuel.
300 francs. Tirés à part du fascicule de la séance.
200 francs. Frais généraux.

Total: 1400 francs aux dépenses, contre environ 1000 francs aux recettes (cotisations).

Si nous voulons éviter un nouveau déficit, il faut envisager une augmentation de la cotisation.

Le trésorier: E. Dottrens.

Rapport des vérificateurs des comptes.

Les soussignés ont procédé ce jour à la vérification des comptes de la Société suisse de Zoologie pour l'année 1949. Après un pointage des pièces justificatives, ils ont reconnu les comptes exacts et invitent l'assemblée à en donner décharge au trésorier, avec vifs remerciements pour sa gestion.

Les vérificateurs:

Georges Dubois. Marcel Wildhaber.

Les rapports sont acceptés sans discussion. Le projet de budget adopté sans remarques. Les cotisations sont donc maintenues sans changement.

Election du Comité annuel.

L'Assemblée élit par acclamation le nouveau comité:

Président: M. le professeur Dr. H. Steiner.
Vice-Président: M. le professeur Dr E. Hadorn.
Secrétaire: M. le Dr H. Gloor.

Nomination des vérificateurs des comptes.

Le Président remercie les vérificateurs en charge et propose de renouveler leur mandat. L'assemblée en décide ainsi.

Election de nouveaux membres.

Ont posé leur candidature à la Société suisse de Zoologie et sont élus:

M. Willy Taillard, médecin, Dr ès Sciences, 8, route de Malagnou, Genève; M. Willy Aellen, Assistant Institut de Zoologie, Neuchâtel; M. Britschgi, H., Institut tropical suisse, Bâle; M. Della Santa, Ed., professeur au Collège, Genève; Mme Danon-Galland, Mathilde, 7, rue Jacq.-Grosselin, Genève; Mme Dovaz, Renée, Florissant 99, Genève; M. Hermann Eymann, Fahrni (Berne); Mr. Vassilios Kiortsis, 54 *bis*, Malagnou, Genève; Mlle Odette Libert, 124, route de Chêne, Genève; M. Hansrudolf

Staiger, Augsterweg 17, Bâle; M. Charles Taban, 7, Pont-de-Ville, Chêne-Bougeries, Genève; M. Luc Thelin, Florissant 25, Genève; Mme Denyse Viquerat-Ferrazzini, 4, rue Ch.-Giron, Genève; M. Fred. Zesiger, Institut de Zoologie, Neuchâtel.

Divers.

Le professeur R. Geigy expose succintement les raisonsd'un projet concernant la fondation d'une station suisse de recherches scientifiques à Adiopodoumé, en Côte d'Ivoire, et décrit les avantages d'une telle institution. Une séance d'information aura lieu le 7 mai, à Bâle, où les modalités de cette création seront discutées.

SÉANCES SCIENTIFIQUES

Conférence principale:

Mlle O. Tuzet, directrice du Laboratoire Arago, Banyuls: Le spermatozoïde dans la série animale.

Communications:

1. E. Hadorn et W. Fritz (Zürich): Wirkung von Salzlösungen verschiedener Konzentration auf die Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparates von *Drosophila melanogaster.*
2. H. Gloor (Zürich): Ein Analorgan mit osmoregulatorischer Funktion bei *Drosophila.*
3. H. Burla (Zürich): Inversionen in Wildpopulationen von Arten der « *annulimana*-Gruppe » der Gattung *Drosophila.*
4. H. Staiger (Bâle): Zur Determination der Nähreier bei Prosobranchiern.
5. A. Bretscher (Berne): Experimentelle Unterdrückung der Polydactylie beim Hühnchen.
6. A. Rötheli et H. Roth (Berne): Elektronenoptische Untersuchungen an Salmonidenspermien.
7. H. Nüesch (Bâle): Ueber die Beziehungen Zwischen Nerven und Tracheen im Schmetterlingsflügel.

8. P. Tschumi (Berne): Ueber den Werbetanz der Bienen bei nahen Trachtquellen und seine richtungsweisende Bedeutung.
9. P. Steinmann (Aarau): Ein neues System der Mitteleuropäischen Coregonen.

Conférence principale:

F. Baltzer (Berne): Entwicklungsphysiologische Betrachtungen über die Probleme der Homologie und des Bauplans.

Communications:

10. R. Geigy et H. Britschgi (Bâle): Untersuchungen über die E-Formen von *Plasmodium gallinaceum* in verschiedenen Organen des Hühnchens am 10. Infektionstag.
11. R. Geigy et D. Grobe (Bâle): Verteilung des Zooplanktons im Sempachersee zu verschiedenen Jahreszeiten (1948-1950).
12. R. Geigy (Bâle): Beobachtungen und Zeugenaussagen über Nilpferverletzungen am Menschen.
13. E. Kupka et M. Sedlnitzky (Graz): Ueber die Wirkung von Vitamin « T »-Präparaten auf den überlebenden Darm des Meerschweinchens.
14. E. Kupka (Graz): Mitosebeeinflussung durch Pyronin.
15. K. Ponse et R. Dovaz (Genève): Quelques cas tératologiques du sinus uro-génital du Cobaye.
16. H. Woker et K. Wuhrmann (Zürich): Die Empfindlichkeit verschiedener Fischarten gegenüber Ammoniak, Phenol und Blausäure.
17. J. Baer (Neuchâtel): Phylogénie et cycles évolutifs des Cestodes.
18. W. Aellen (Neuchâtel): Un Mégachiroptère nouveau: *Epomophorus seii* n. sp.
19. H. Steiner (Zürich): Die Differenzierung der paläarktischen Salamandrinen während des Pleistocäns.
20. O. Libert (Genève): Elimination par l'urine des stéroïdes glycuroniques chez des Rongeurs traités par l'urine de femme enceinte.

Le samedi soir un dîner réunit les membres de la société au restaurant du Prado, en présence de M. le conseiller d'Etat Picot et de M. le conseiller administratif Noul. M. le conseiller Picot et M. le professeur E. Guyénot prirent la parole. Les vins d'honneur étaient offerts par la Ville de Genève.

Le dimanche matin, une réception était organisée par l'Etat de Genève, pendant l'interruption de séance. M. le conseiller Picot y fit une courte allocution.

Le Comité annuel:

Le Président: E. Guyénot.

Le Vice-Président: P. Revilliod.

Le secrétaire: E. Binder.

LISTE DES MEMBRES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

3 avril 1949

Président d'honneur:

*Penard, Eugène, Dr ès Sc., Kermont, Petit-Saconnex, Genève.

A. Membre à vie:

*Naef, R.-M., Thun.

B. Membres ordinaires:

*Aboim, A. N., lic. ès sc., Junta de Investigaçoes Coloniais — Entomologia, R. da Junqueira 88, Lisboa, Portugal.
[1]) *Aellen, Willy, Assistant, Institut de Zoologie, Neuchâtel.
Altherr, E., Dr, Prof. au Collège, Aigle (Vaud).
[1]) *Anders, Georg, stud. phil., Zoolog. Institut, Zürich.
*Andres, Gert., Dr phil., Zool. Institut der Universität, Bern.
Aubert, J., Dr, Musée zoologique, Lausanne.
[1]) *Aubert, J., Beaux-Arts 6, Neuchâtel.
*Aubert, S., Prof., Philosophes 26, Yverdon.
Baer, J. G., Prof. Dr, Institut de Zoologie, Université, Neuchâtel.
Baltzer, F., Prof. Dr, Zoolog. Inst. der Universität, Bern.
Bäschlin, C., Dr, Seminarlehrer, Aarau.
*Baudin, L., Dr, chemin de la Rosière, Lausanne.
Baumann, F., Prof. Dr, Naturhist. Museum, Bern.
Baumeister, L., Dr, St. Gallerring 87, Basel.
Beaumont (de), J., Prof. Dr, Labor. de Zoologie, Université, Lausanne,
*Bernasconi, Antonio, Dr sc. nat., Zoologisches Institut, E. T. H Zürich.
*Beyer, R., Frl. Dr, Kaiser Wilhelm Institut für medizinische Forschung Heidelberg.
Bieber, Alb., Dr, Rennweg 34, Basel.
Binder, E., Dr, Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.
*Bischler, V., Mlle, Dr, 5, quai du Mont-Blanc, Genève.
Blanc, M., lic. sc., Sablons 33, Neuchâtel.
Bloch, J., Prof. Dr, Burgunderstrasse 4, Solothurn.
Bloch-Weil, S., Frau Dr, Steinenring 19, Basel.

Blome, A., Elsässerstrasse 44, Basel.
Bluntschli, H., Prof. Dr, Aebistrasse 9, Bern.
*Böni-Geiger, A., Dr, Gymnasiallehrer, In den Klosterreben 15, Basel.
[1]) *Bopp, Peter, Glaserbergstrasse 82, Basel.
*Bösiger-Ensner, E., Dr phil., Kasernenstrasse 34, Basel.
Bovey, P., Dr, Entomologiste Stat. féd. essais vit., Lausanne.
[1]) *Bovey, René, Physics dept., King's College, Strand, London W.C.2.
Bretscher, Alfred, cand. phil., Zool. Institut, Universität, Bern.
[1]) *Britschgi, H., Tropen Institut, Basel.
[1]) *Bruhin, Herbert, Gotthelfstrasse 5, Basel.
[1]) *Brunold, E., Frl., cand. phil., Zool. Institut der Universität, Zürich.
Büchi, Otmar, Dr, Conservateur du Musée d'hist. nat. Fribourg, Vignettaz, 60, Fribourg.
[1]) *Burckhardt, Dietrich, cand. phil., Sevogelstr. 81, Basel.
[1]) *Burgdorfer, Willy, stud. phil., Neuhausstrasse 3, Basel.
*Bürger, André, Assistant, Institut Zool., Université. Neuchâtel.
[1]) *Burla, Hans, stud. phil., Wibichstr. 33, Zürich 37.
Chappuis, P.-A., Dr phil., Lab. de zoologie, Faculté des Sciences. Toulouse, Hte Garonne, France.
Cuony, Jean-Auguste, pharmacien, av. de la Gare, Fribourg.
*Curry, H. A., Dr, Rankin Rd, Brielle, N. J., (U. S. A).
[1]) *Danon-Galland, Mathilde, 7, rue J.-Grosselin, Genève.
*Della Santa, Ed., professeur au Collège, Genève.
Dohrn, R., Prof. Dr, Stazione zoologica, Aquario, Via nazionale, Napoli (Italie).
Dottrens, E., Dr, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
*Dovaz, Renée, 99, Florissant, Genève.
Du Bois, A.-M., Mlle, Dr, Laboratoire d'histologie, Ecole de médecine, Genève.
Dubois, G., Dr, Avenue du Premier mars 33, Neuchâtel.
Duerst, J. Ulr., Prof. Dr, Tierspital, Bern.
[1]) *Eberhard, Ernst, stud. phil., Laufen.
*Eder, L., Dr, Lehrer, Spalenring 67, Basel.
[1]) Ernst, E. Laufen.
Escher, K., Prof. Dr, Hinterbergstrasse 68, Zürich.
[1]) *Eymann, Hermann, Riedweg 2, Bern.
Faes, H., Dr, Anc. Directeur Station fédérale essais viticoles, Montagibert, Lausanne.
Fankhauser, G., Dr, Dept. of Zoology, Princeton University, Princeton, N.J., U.S.A.
Favre, J., Dr, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
Ferrière, Ch., Dr, route de Florissant 57, Genève.
*Fischberg, Michael, Dr, Lab. of anim. Genetics, King's House, Edinburgh.
*Florin. J., Dr, Feldbachstr. 5, St. Gallen.

FORCART, L., Dr, Custos, Naturh. Museum, Basel.
*FREI-GOESSLER, Frau Dr, En Trembley, Prangins (Vaud).
*FRITZ, Walter, Dr, phil., Wenkenstr. 18, Riehen (Basel).
*GALLERA, J., Dr phil., Anat. Institut der Universität, Zürich.
1) *GANDER, Ralf, cand. phil., Schweiz. Tropen-Institut, Socinstr., Basel.
1) *GEIGER, Wolfgang, cand. phil., Wettsteinallee 29, Basel.
GEIGY, R., Dr, Prof., Riehenstrasse 397, Basel.
GERBER, A., Dr, Baumlihofstrasse 150, Basel.
GISI, Julie, Fräul. Dr, Lehrerin an der Töchterschule, Burgunderstr. 40, Basel.
*GISIN-METZGER, Hans, Gymnasiallehrer, Römerfeldstr. 1, Riehen (Basel).
GISIN, Hermann, Dr, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
*GLOOR, H., P. D., Dr, Winterthurerstrasse 52, Zürich.
1) *GÖHRINGER, Rudolf, cand. phil., Grenzacherstrasse 86, Basel.
*GRABER, Hans, Sekundarlehrer, Hohenklingenstr. 41, Zürich-Höngg.
1) *GROBE, Dorrit, Frl., stud. phil., Tropen Institut, Basel.
GUÉNIN, A., Dr, chef des travaux, Institut Zool., Université, Lausanne.
GUNTERT, H., Dr, Herrengasse, Schwyz.
GUYÉNOT, E., Prof. Dr, Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.
HADORN, E., Prof. Dr phil., Zool. Inst. Universität, Zürich.
*HALLER, P. H., Dr phil., Gundeldingerstr. 91, Basel.
HÄMMERLI-BOVERI, Victoire, Frau Dr, Ottostr. 20, Chur.
HANDSCHIN, Ed., Prof. Dr, Missionsstr. 9, Basel.
HEDIGER, H., Prof. Dr, Zoolog. Garten, Basel.
HERBIG-SANDREUTER, H., Mme, Dr, Aeschenstrasse 20, Basel.
1) *HERZOG, Peter, stud. phil., Dornhäglisweg 5, Arlesheim.
1) *HILFIKER, Adolf, stud. phil., Zoolog. Garten, Basel.
*HODLER, Felix, Sek.-Lehrer, Huttwil.
1) *HOFFMANN, Lukas, stud. phil., Schönenberg, Pratteln.
*HOFFMANN, Roger, Schweiz. Tropen-Institut, Socinstr., Basel.
HOFMÄNNER, Barthol., Dr, Prof. au Gymnase, Bois Gentil 7, La Chaux-de-Fonds.
*HOFSTETTER-NARBEL, Marguerite, Mme, Dr, Labor. de Zoologie de l'Université, Lausanne.
*HUBER, A., Dr, Lehrer am Realgymnasium, Holeeletten 20, Basel.
*HUBER, W., Dr, Reiserstrasse 59, Olten.
HÜBSCHER, H., Dr, Reallehrer, Feldstrasse 17, Schaffhausen.
*HUMBEL, E., dipl. Naturwiss. E.T.H., Bahnhofplatz 1, Brugg.
*JENNI, Werner, Gymnasiallehrer, Ottenbergstr. 36, Zürich 49.
KAELIN, J., Prof. Dr, Pérolles 24, Fribourg.
KEISER, Fred., Dr, Marschalkenstr. 78, Basel.
KNOPFLI, W., Dr, Stauffacherstrasse 9, Zürich 4.
1) *KOCH, Joseph, cand. phil., Löbernstr. 17, Zug.
*KOCHER, Cl., Dr, Hebelstr. 49, Basel.

1) *Kiortsis, Vassilios, 54 *bis*, Malagnou, Genève.
*Krebser, W., Buchhändler, Thun.
Küenzi, W., Dr, Gymnasiallehrer, Kistlerweg 34, Bern.
*Kupka, E., Dr phil., Zool. Institut der Universität, Graz (Österreich).
Lehmann, F. E., Prof. Dr, Kuhnweg 10, Bern.
1) *Libert, Odette, 124, route de Chêne, Genève.
*Lindenmann, Walter, Brückfeldstr. 4, Münchenstein. Baselland.
Linder, C., anc. prof., Dr, avenue du Mont-d'Or, 31, Lausanne.
Lotmar, Ruth, Frl. Dr, Firma Geigy A.G., Basel.
*Lüscher, M., Dr, Riehentorstrasse 33, Basel.
*Lutz, H., Dr, Weinbergstrasse 6, Chur.
Mandach (von) Erwin, Dr med., Schaffhausen.
Matthey, R., Prof. Dr, Institut de Zoologie, Université, Lausanne.
Menzel, R., Dr, Eidgen. Versuchsanstalt, Wädenswil.
Mermod, G., Dr, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
Meyer, Frieda, Fräul., Dr, Weiningerstrasse 27, Dietikon (Zürich).
Meyer-Holzapfel, M., Frau Dr, Dalmaziquai 149, Bern.
Michel, F., Dr, Rougemontweg 9, Thun 4.
Mislin, H., Dr, Kilchgrundstr. 36, Riehen (Basel).
Monard, A., Prof. Dr, Musée d'Histoire naturelle, La Chaux-de-Fonds.
Montet, Gabrielle, Mlle, Dr, Naturhist. Museum, Bern.
1) *Morgenthaler, Hans, cand. phil., Talbrünnliweg 33, Liebefeld, Bern.
Morgenthaler, O., Dr, Landwirtsch. Versuchsanstalt, Bienenabteilung. Bern-Liebefeld.
1) *Moser, Hermann, stud. phil., Spalenberg 29, Basel.
Müller, R., Dr, Lehrer, Helvetiastrasse 21, Bern.
Nadig, Ad., Dr, Lyceum, Zuoz.
Neukomm, Serge, Dr, Centre anticancéreux, Hôpital cantonal, Lausanne.
Noll, H., Dr, Spalentorweg 27, Basel.
Nüesch, H., Dr, Zool. Anstalt, Universität, Basel.
1) *Oprecht, Frl. Eva, cand. phil., Zool. Institut der Universität, Zürich.
*Perrot, J.-L., Dr, Le Verex, Allaman (Vaud).
Peyer, Bernh., Prof., Dr, Rosenbühlst. 28, Zürich.
*Piquet, J. Mlle, Dr, 25, boulevard Georges-Favon, Genève.
Plattner, W., Dr, Schneebergstrasse 4, St. Gallen.
Ponse, Kitty, Mlle, Prof. Dr, Institut de Zoologie exp., route de Malagnou, 154, Genève.
Popoff, N., Prof. Dr, Ecole de Médecine, Lausanne.
Portmann, Ad., Prof. Dr, Zool. Anst., Universität, Basel.
*Pruvot-Fol, Mme, Dr, rue de Fontenay 12, Sceaux. Seine (France).
Quartier, Archibald, Inspecteur cantonal de la pêche, Neuchâtel.
1) *Rahm, Urs., stud. phil., Wenhenhaldenweg 20, Riehen.
Reichensperger, Aug., Prof., Dr, Buschstr. 22, Bonn a/Rhein. (22 c) Britische Zone Deutschland.

*Reiff, M., D^r, Rosentalstr. 9, Basel.
*Reinhardt, H., Dr, Brüderhofweg 16, Zurich 6.
Revilliod, Pierre, D^r, Directeur du Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
*Rey, A., D^r, 3, rue de l'Hôtel-de-Ville, Genève.
Rosin, S., D^r, Zool. Institut, Universität, Bern.
*Roth, Hermann, D^r, Kant. Fischerei Experte, Dunantstr. 7, Bern.
[1]) *Rötheli, Adolf, Solothurnstr., Büren a. Aare.
[1]) *Sager, Esther, Frl., Ackerstr. 44, Basel.
Schaeppi, Th., D^r, Sprensenbühlstrasse 7, Zürich 7.
*Schäfer, Hermann, D^r phil., Burgfelderstr. 22, Basel.
[1]) *Schäfer, Rud., stud. phil., Widmannstr. 9, Liestal.
Schäffer, Käthe, Frl., D^r, Schweiz. Tropen-Institut, Socinstr., Basel.
Schaub, S., D^r, Breisacherstrasse 35, Basel.
Schenkel, E., D^r, Lenzgasse 24, Basel.
Schifferli, A., D^r, Sempach.
Schinz, H. R., Prof. Dr., Kurhausstrasse 78, Zürich 7.
Schmassmann, W., D^r, Kant. Wasserwirtschafts Experte Langhagweg 7, Liestal.
Schmelz, O., médecin-dentiste, rue Léopold Robert, 64, La Chaux-de-Fonds.
*Schmid, H., D^r méd., rue du Stand, Bienne.
*Schmidt-Ehrenberg, L., Fräul. D^r, Susenbergstrasse 93, Zürich.
Schneider-Orelli, O., Prof., D^r. Winzerstr. 64, Zürich 10.
Schönmann, W., Dr., Schützengasse 86, Biel.
Schopfer, W. H., Prof. D^r., Jubiläumsstr. 57, Bern.
*Schreyer, O., D^r, Seminar, Hofwil, Kt. Bern.
Seiler-Neuenschwander, J., Prof., D^r, Zoologisches Institut, E.T.H., Zürich.
[1]) *Sobels, Fr. H., cand. phil., Zool. Lab. der Rijks-Universiteit, Janskerkhof 3, Utrecht.
[1]) *Staiger, Hansrudolf, Augsterweg 17, Basel.
*Stäuble, Aloys, Dr., Institut Bethlehem, Immensee.
*Stauffer, Erwin, D^r, In den Klosterreben 48, Basel.
Steiner-Baltzer, A., D^r, Gymn.-Lehrer, Rabbentalstrasse 51, Bern.
Steiner, G., D^r, Division of Nematology, Bureau of Plant Industry, Dept. of Agriculture, Washington (U.S.A.)
Steiner, H., Prof. D^r, Heilighüsli 10, Zürich 7.
Steinmann, P., D^r, Prof. a. d. Kantonsschule, Aarau.
Stohler, R., D^r, 1584, Milvia Str., Berkeley, Californie (U.S.A.)
*Stoll, Eva, Frl., D^r, Weinplatz 3, Zürich 1.
Strauss, F., D^r med., Stadtbachstr. 46, Bern.
[1]) *Studer, Marcel, Crêt-Vaillant, 3, Le Locle.
*Sutter, E., D^r, Naturhist. Museum, Basel.
[1]) *Taban, Charles, 7, Pont-de-Ville, Chêne-Bougeries, Genève.

*Taillard, Willy, médecin, Dr ès sc., 8, route de Malagnou, Genève.
Theiler, A., Prof., Dr, Horw bei Luzern.
[1]) *Thelin, Luc, Florissant 25, Genève.
*Tobler, Albert, Dr, Bahnweg 14, Küsnacht (Zürich).
Töndury, G., Prof. Dr, Höestrasse 69, Zollikon, Zürich.
[1]) *Tschumi, Pierre, Weyermatt, Nidau b. Biel.
*Ulrich, H., Dr, Zool. Institut, Universität, Göttingen (Allemagne).
Vallette, M., Mlle, Dr, rue du Cloître, 2, Genève.
[1]) *Viquerat-Ferrazzini, Denyse, 4, rue Ch.-Giron, Genève.
Vonwiller, P., Dr, Kant. Pflegeanstalten, Rheinau (Zürich).
Wagner, Gerhart, Dr. phil., Septigenstr, 186, Wabern. Bern.
*Walder, Paul, Dr, phil., Sekundar Lehrer Richsterswil, Zürich.
[1]) *Weber, Rudolf, cand. phil., Hauptstr. 43, Birsfelden.
Welti, E., Mme, Dr, chemin des Voirons, Grange-Falquet, Genève.
Werder, O., Dr, Kirchliweg 8, St. Gallen 10.
Wettstein, E., Prof. Dr, Freiestrasse 139, Zurich 7.
Wiesmann, R., Dr, Wilh. Denzstrasse 52, Binningen, Baselland.
Wildhaber, M.-A., Dr pharm., rue de l'Orangerie, Neuchâtel.
*Wirz, Käthi, Frl., Dr, Zoologische Anstalt der Universität, Basel.
*Woker, Hanspeter, Dr, Hochstrasse 39, Zürich 7.
*Wuthrich, M., Mlle, assistante à l'Inspectorat de la Chasse et de la Pêche, Neuchâtel.
Zehntner, L., Dr, Reigoldswil (Baselland).
[1]) *Zesiger, Fred, Institut de Zoologie, Neuchâtel.
Zinkernagel, R., Dr, Sieglinweg 18, Riehen (Basel).
[1]) *Zuber, M., Mlle, agrégée des Sc. naturelles, Station zoologie exp. 154, Malagnou, Genève.
[1]) *Zwicky, Karl, cand. phil., Zool. Institut, Universität, Zürich.

Les membres dont le nom est précédé d'un * ne font pas partie de la Société helvétique des Sciences naturelles.

Ceux dont le nom est précédé d'un [1]) bénéficient de la demi-cotisation consentie aux étudiants.

Prière de communiquer les changements d'adresse au Secrétaire général, M. le Dr E. DOTTRENS, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.



Tome 57, nº 33. — Décembre 1950.

Die Entwicklung xenoplastischer Neuralchimaeren

(Transplantationen von *Bombinator pachypus* in *Triton alpestris*)

von

Hermann ROTH
(Aus dem zoologischen Institut der Universität Bern)

Mit 2 Tabellen und 32 Textabbildungen.

INHALT

I. EINLEITUNG

Wie Holtfreter 1935 zeigte, sind Chimaeren zwischen Urodelen und Anuren „nicht nur recht lange, vielleicht sogar unbegrenzt lebensfähig, sondern es findet auch in vielen Fällen ein durchaus harmonisches Zusammenspiel zwischen Wirt und Transplantat statt" (l. c. 369). Die genauere Betrachtung seiner Resultate zeigt, dass diese Zusammenarbeit sehr verschiedene Grade erreicht: Neben wohl proportionierten Organen sind Doppelbildungen, z. B. doppelte Neuralrohre und anormale Massenentwicklung häufig. Aehnliche Neuralrohrverdoppelungen hatte auch schon Geinitz (1925) bei seinen Chimaeren zwischen Anuren und Urodelen erhalten. Doch waren seine Experimente speziell auf Organisator-Verpflanzung gerichtet, also für Einheitsbildungen wenig günstig.

Holtfreter ist in spätern Arbeiten, wie hier nur kurz erörtert sei, den Ursachen weiter nachgegangen, die den embryonalen Gestaltungsbewegungen zugrunde liegen und auch für die mangelhafte Morphogenese der xenoplastischen Chimaeren wesentlich sein können. „Neben der zytologischen Eigendifferenzierung, den Massenbewegungen, dem Wachstum, der Induktion, der Regulation, nimmt die A f f i n i t ä t einen selbständigen und wichtigen Rang als gestaltendes Prinzip in der Entwicklung ein" (Holtfreter 1939 a, S. 180). Diese kann nach der Verwendungsweise des Autors wie folgt definiert werden: Gewebe oder Zellen mit positiver Affinität legen sich mit möglichst grosser Fläche aneinander, solche mit negativer Affinität isolieren sich voneinander. Beiden kommt als Mittel zur „Selbstordnung" der Keimbereiche eine grosse Bedeutung zu. Aus einer Reihe von Experimenten geht hervor, dass diese Affinitäten nicht artspezifisch bedingt, „sondern als allgemeines Prinzip weit über die Artverwandtschaft hinaus wirksam sind" (Holtfreter 1939 a, S. 178). Dadurch ergeben sich für die Analyse der Chimaeren neue Gesichtspunkte. Die entsprechenden Gewebe der artverschiedenen Partner sind zwar in ihrem affinen Schema gleich oder sehr ähnlich, gehen aber in dessen zeitlichem Ablauf und seiner topographischen Verteilung auseinander. Daher entstehen für die Chimaeren trotz der Aehnlichkeit des Grundplans erhebliche (quantitative) Differenzen, und es wird die Bildung eines normalen in seinen Teilen räumlich und

zeitlich harmonisch abgestimmten Musters der embryonalen Organisation erschwert (vgl. hiezu HOLTFRETER 1943, S. 261). Ausserdem spielt auch die Zellvermehrung und damit die Massenentwicklung, auf deren Zusammenhang mit der Formbildung schon HARRISON (1935, S. 116 u. a. O.) hingewiesen hat, eine wesentliche Rolle und kann bei den Chimaeren zu Störungen führen, sobald die beiden Partner in ihrer artlich festgelegten Zellvermehrung nicht genügend übereinstimmen.

BALTZER (1941, 1942, 1946, 1949), ROSIN (1943, 1946) und LEUENBERGER (1942) haben die Zusammenarbeit der Komponenten in xenoplastischen Amphibien-Chimaeren zunächst für die Pigmentierung untersucht, insbesondere an den Kombinationen *Triton-Hyla* und *Triton-Bombinator*. ANDRES hat die Untersuchung auf xenoplastische Labyrinthe und chimärische Hirnnerven (1945, 1946, 1949), WAGNER (1949) auf Derivate der Kopfneuralleiste ausgedehnt. Dasselbe geschieht durch die folgenden Untersuchungen für Neuralrohrbereiche, für das Wurzelganglion des Glossopharyngeus-Vagus, sowie die spinalen und Sympathicusganglien der vorderen Rumpfregion [1]. Die chimaerischen Komponenten sind auch hier *Triton* und *Bombinator*. Ich habe beide reziproke Kombinationen hergestellt, doch beschäftigt sich die vorliegende Arbeit ausschliesslich mit der Entwicklung der *Bombinator*-Implantate in *Triton*-Wirten. Die Experimente wurden vor allem im Jahre 1945 ausgeführt. Die Fertigstellung der Arbeit ist durch äussere Gründe verzögert worden.

Die zahlreichen, vor allem morphogenetischen Störungen bei den Chimaeren HOLTFRETER's legten nahe, die ursprüngliche Methodik der Operation zu ändern, und statt mit Gastrulen mit Neurulen zu arbeiten sowie kleinere Stücke zu verpflanzen. Ferner habe ich mich auf den Austausch von Neuralbereichen beschränkt. Die abgeänderte Versuchsanordnung ist auf Seite 626 beschrieben. Sie führt in der Tat zu normaleren Neuralchimaeren, die auch länger weitergezüchtet werden konnten und die Bearbeitung verschiedener weiterer Probleme ermöglichten.

[1] Die Arbeit ist auf Anregung von Herrn Prof. F. BALTZER entstanden. Ich danke ihm herzlich für das Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte, sowie für seine stete Unterstützung. Auch Herrn Prof. F. E. LEHMANN möchte ich für seine vielen wertvollen Ratschläge herzlich danken.

Die Hauptfragen der vorliegenden Arbeit können kurz wie folgt zusammengefasst werden:

1. Findet eine normale morphologische und histologische Ausbildung der neuralen Implantate statt ? Ordnen sie sich harmonisch in das Neuralsystem des Wirts ein ?
2. Erfolgt eine Innervierung von Wirtsorganen aus dem fremden Neuralrohr ? Wenn ja, sind diese Nervenstränge auch funktionell in das Reizleitungssystem des Wirts eingeordnet ?
3. Wie lange bleiben die Implantate erhalten ? Wann und auf welche Art erfolgt ihre Degeneration ?

Ueber das Problem der Degeneration liegt, jedoch mit anderen Versuchsanordnungen, schon eine grössere Zahl von Untersuchungen vor: Cotronei und Mitarbeiter, Zusammenfassung bei Reverberi (1939), ferner Eakin und Harris (1945), Rutz (1948). Ich habe in einer anderen Arbeit (Roth 1949) meine Resultate speziell mit der Zusammenfassung Reverberis in Beziehung gebracht.

II. METHODIK, OPERATION

1. *Technisches*

Als Versuchstiere wurden ausschliesslich *Triton alpestris* (Alpenmolch) und *Bombinator pachypus* (gelbbauchige Unke) verwendet. Die Hälterung der laichreifen Molche und Unken erfolgte unter den von Andres (1949) angegebenen Verhältnissen. Es wurde die gleiche experimentelle Technik angewendet wie sie bei Baltzer (1941, S. 419) beschrieben ist.

Die Larven wurden während der ersten zwei Laichperioden (1943 und 1944) nach Zenker und während der dritten (1945) nach Bouin fixiert. Die Färbung ist bei allen Präparaten eine Dreifachfärbung: Stückfärbung mit Boraxkarmin, Schnittfärbung in essigsauren Lösungen von Anilinblau und Orange G (Romeis 1928, S. 267).

Anuren- und Urodelengewebe konnten stets anhand der für *Bombinator* typischen geringeren Zell- und Kerngrösse und der schlechteren Färbbarkeit der Kerne auseinander gehalten werden (genauere Angaben bei GEINITZ 1925, S. 362 f., HOLTFRETER 1935 a, S. 377, vgl. auch ANDRES 1949).

Die Stadienbezeichnung geschieht für *Triton* nach GLAESNER (1925). Für die *Bombinator*-Entwicklung können die Bilder der *Rana*-Entwicklung von POLLISTER und MOORE (1937) und SHUMWAY (1940) verwendet werden, die auch in LEHMANN (1945) reproduziert sind.

2. *Operation*

Wie in der Einleitung (S. 624) dargelegt ist, wurden die Operationen nicht wie bei HOLTFRETER an Gastrulen sondern an Neurulen, zum Teil auch an jungen Embryonen vorgenommen. Die Neurulen bieten gegenüber den Gastrulen den Vorteil, dass eine genaue Abgrenzung des Neuralbereiches gegenüber dem Ektoderm möglich ist. Ferner lässt sich die Neuralplatte vom Urdarmdach leichter ablösen. Wir können also bei der Beurteilung der Leistung bei gleicher Operation auf klares Ausgangsmaterial zurückgehen. Dabei ist allerdings zu beachten (was in den Versuchen nicht immer geschah), dass die Regionen innerhalb der Medullarplatte (Hirn- und Rückenmarkabschnitte) bei *Triton* und *Bombinator* verschiedene Dimensionen haben.

Die Chimaeren entwickelten sich am besten, wenn die Neuralplattenstücke zwischen jüngeren *Bombinator*- und älteren *Triton*-Neurulen ausgetauscht wurden (Abb. 1 und 2). In diesem Fall ist der störende Einfluss des artspezifisch verschiedenen Tempos der Neurulation der beiden Partner, von dem auf Seite 628 die Rede sein wird, weitgehend ausgeschaltet. Somit hat diese Operationsart das wesentliche Material geliefert und es wird nur dieses Material beschrieben werden.

Beim Austausch von Neuralplattenstücken zwischen gleich weit entwickelten jungen Neurulen schliesst sich die Neuralrinne des *Bombinator*-Anteils schon zum Rohr, wenn der *Triton*-Anteil noch eine breite Platte bildet. Damit wird die glatte Einordnung des Implantats fast immer unmöglich. Auch der Austausch geschlossener Neuralrohrstücke zwischen jungen Embryonen hat sich nicht bewährt.

Ausser den xenoplastisch-orthotopen Versuchen wurden heterotope Kontrollexperimente ausgeführt. Die xenoplastischen Neural-

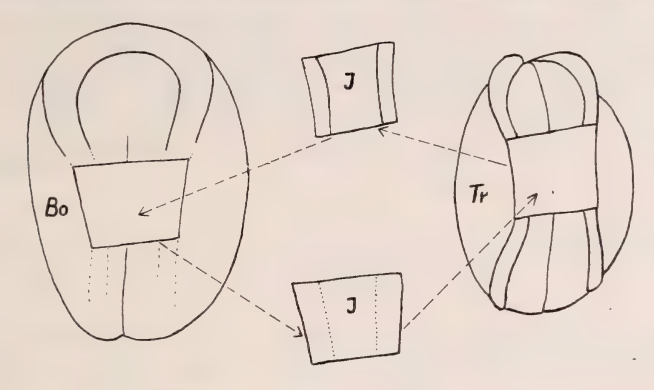


Abb. 1.

Operationsschema. Austausch von Neuralplattenstücken mit beiden Neuralwülsten in der praesumptiven Schulterregion. Bo-Neurula wie Shumway, Fig. 2 I–J, etwas jünger als Tr-Neurula (Gl. 14—15). Vergr. 19 ×.

platten wurden hier den fremden Wirten in die Bauch- oder Flankenregion eingesetzt. Es sollte damit geprüft werden, wie weit die Selbstdifferenzierung der Implantate im ordnungsfremden

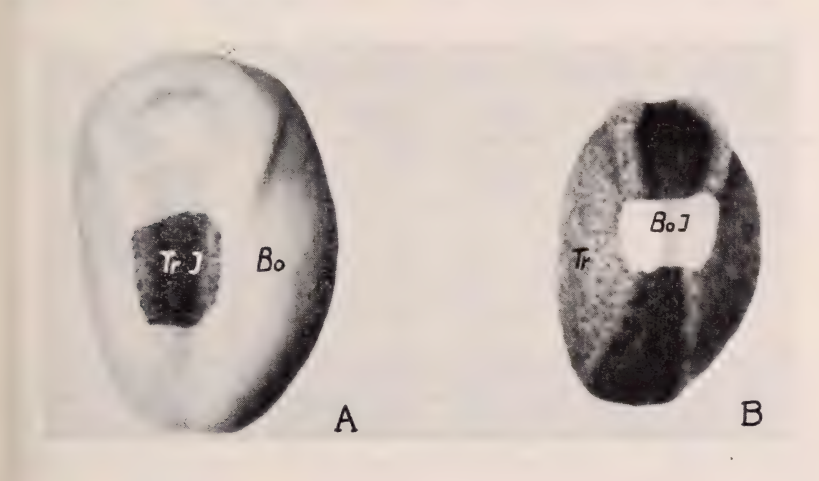


Abb. 2.

a) Bo-Neurula (2½ Stunden nach der Operation). Tr-Implantat (Neuralplatte und beide Wülste mit Nilblausulfat vitalgefärbt) gut eingeordnet und ungefähr gleich stark verschmälert wie die Bo-Neuralplatte.

b) Tr-Neurula (2½ Stunden nach der Operation) Transplantationspartner der daneben abgebildeten Bo-Neurula. Vergr. 19 ×.

Wirt ohne Mithilfe seines Urdarmdaches möglich sei. Das Experiment selbst ist ähnlich denjenigen ADELMAN's (1930) und ALDERMANN's (1935), bezieht sich dort aber auf homoplastischen Austausch. Xenoplastisch-heterotope Verpflanzungen wurden von HEWRITT (1934) vorgenommen, betreffen jedoch Augenblasen und ein späteres Austauschstadium. Meine Kontrollexperimente werden im folgenden nicht weiter besprochen (vgl. Anmerkung S. 640 und ANDRES und ROTH 1949, S. 299 f.).

3. *Verhalten der Neuralgewebe von Triton und Bombinator während der Operation*

Sogleich nach dem Herausschneiden der Transplantate ist ein deutlicher Unterschied zwischen den beiden Arten zu erkennen. Bei *Bombinator* ziehen sich die Wundränder nach dem Herausschneiden des Transplantats rasch zusammen, und nach kurzer Zeit ist die Defektstelle verkleinert. Das herausgeschnittene Neuralplattenstück formt sich in der gleichen Zeit zu einem dicken halbkugeligen Gebilde um. In der *Triton*-Neurula dagegen haben die Wundränder die Tendenz, auseinanderzuklaffen und das herausgeschnittene Plattenstück behält seine ursprüngliche Grösse bei.

So erhielt ich, obwohl aus beiden Partnern gleich grosse Stücke herausgeschnitten wurden, zum Einsetzen in die *Triton*-Defektstelle immer zu kleine *Bombinator*-Implantate und für die *Bombinator*-Defektstelle stets etwas zu grosse *Triton*-Stücke. Mit Hilfe von aufgelegten Glasbrücken gelang es dennoch, durch ziemlich starkes Flachdrücken, die ordnungsfremden Gewebestücke zu glattem Verwachsen mit den Wundrändern zu bringen.

4. *Ueber die Abhängigkeit der Neurulation von der Temperatur*

Ueber die Abhängigkeit der Entwicklungsgeschwindigkeit der Amphibien von der Temperatur sind zahlreiche Untersuchungen veröffentlicht worden (Literaturangaben bei KNIGHT 1938 und MOORE 1939). Uns interessiert besonders die Tatsache, dass bei verschiedenen Amphibienarten, wie in Figur 6 bei MOORE (l. c.) zusammengestellt ist, die Entwicklungsbeschleunigung bei gleicher Temperatursteigerung recht verschieden ist. Dies ist auch bei *Triton* und *Bombinator* der Fall. Hierüber gibt die Abbildung 3

einerseits für die Dauer der Neurulation andererseits für die Entwicklung vom Ei bis zur jungen Neurula Auskunft. Die Kurven für den Entwicklungsabschnitt vom Ei bis zur jungen Neurula (Gl. 0—13) verlaufen anders als diejenigen der Neurulation (Gl. 13—19). Sie sind weniger steil und überschneiden sich nicht.

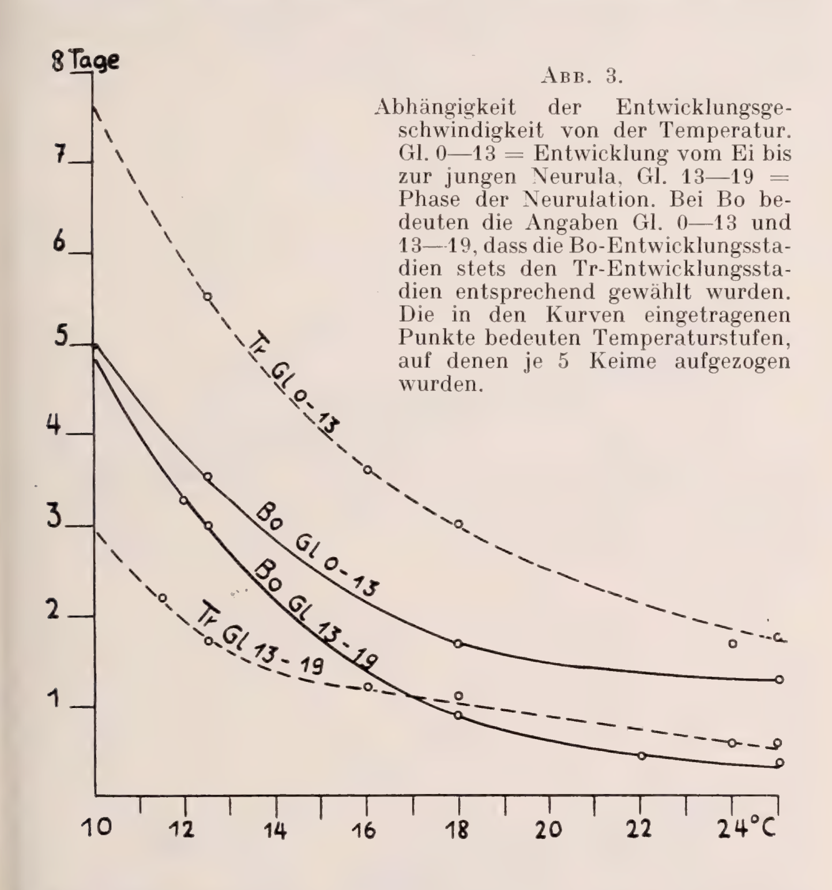


ABB. 3.

Abhängigkeit der Entwicklungsgeschwindigkeit von der Temperatur. Gl. 0—13 = Entwicklung vom Ei bis zur jungen Neurula, Gl. 13—19 = Phase der Neurulation. Bei Bo bedeuten die Angaben Gl. 0—13 und 13—19, dass die Bo-Entwicklungsstadien stets den Tr-Entwicklungsstadien entsprechend gewählt wurden. Die in den Kurven eingetragenen Punkte bedeuten Temperaturstufen, auf denen je 5 Keime aufgezogen wurden.

Es stellte sich die Frage, ob die Geschwindigkeiten der Neurulation der beiden Arten durch die Wahl einer geeigneten Zuchttemperatur einander angenähert werden könnten. Denn je stärker die Entwicklungszeiten der beiden Partner auseinandergehen, desto geringer dürfte die Aussicht auf eine normale Chimaere sein. Die Angleichung ist natürlich besonders wichtig für das an die Operation unmittelbar anschliessende Stadium, während welchem sich die Anteile der beiden Partner zur Einheit verbinden sollen.

Die Versuche zur Ermittlung dieser Möglichkeit wurden wie folgt durchgeführt:

Aufzucht der Eier in ihren Hüllen, je fünf Keime in der gleichen Schale pro Temperaturstufe, Feststellung der Stadien und Zeiten vom ersten Sichtbarwerden der Neuralwülste an bis zum vollständig geschlossenen Neuralrohr. Die Abbildung zeigt, dass die Neurulation mit steigender Temperatur bei den beiden Arten in ungleichem Mass beschleunigt wird. Bei 10° dauert die Neurulation von *Bombinator* um 58% länger, bei 25° dagegen um 35% weniger lang als bei *Triton alpestris*. Bei 16½° sind die Neurulationszeiten für beide Arten gleich. Ich habe diese Temperatur verwendet. Sie wurde allerdings bei der Operation selbst nicht sofort eingehalten, weil die Zuchtlösung in der Operationsschale infolge der höheren Zimmertemperatur und der Bestrahlung mit der Lampe mindestens 21° erreichte. Sobald aber, ca. ½—2 Stunden nach der Operation, die Glasbrücken weggenommen werden konnten, wurden die Keime (und natürlich auch die Kontrollen) auf 16° gekühlt. Es ist wahrscheinlich, dass die Wahl dieser Temperatur den Erfolg der Experimente wesentlich gesteigert hat. Nach Beendigung der Neurulation wurden die Keime in einem Thermostaten bei 18° weitergezüchtet.

Mit dieser Temperaturregulierung wurde ausserdem eine Altersauswahl der zu verwendenden Neurulen verbunden. Da *Bombinator* oberhalb 16° schneller neuruliert als *Triton alpestris*, wurden etwas ältere *Triton-* und etwas jüngere *Bombinator*-Neurulen zur Chimaerenbildung gebraucht. Der sich schneller entwickelnde *Bombinator* holt dann den langsameren *Triton*-Anteil während der warmen Zeit in der Operationsschale ein, und die anschliessende Abkühlung auf 16° bewirkt, dass die Neuralbereiche der beiden Komponenten ziemlich gleichzeitig zum Schluss der Neuralrinne kommen (Abb. 2 *a* und *b*) und damit harmonische Rohre entstehen.

Wie aus Kapitel IV (S. 638) hervorgeht, fallen die Entwicklungsgeschwindigkeiten nach der Neurulation wieder auseinander. Die chimaerischen Neuralrohre entwickeln sich aber trotzdem während langer Zeit normal weiter. Bei den Spinalganglien kommt es dagegen häufiger zu Störungen.

III. MORPHOLOGIE UND HISTOLOGIE DER AUSTAUSCHBEREICHE DER REINEN ARTEN

Bevor wir zur Besprechung der Chimaeren selbst übergehen, ist es angebracht, bei gleichaltrigen normalen *Triton*- und *Bombinator*-Larven die charakteristischen Unterschiede der beiden

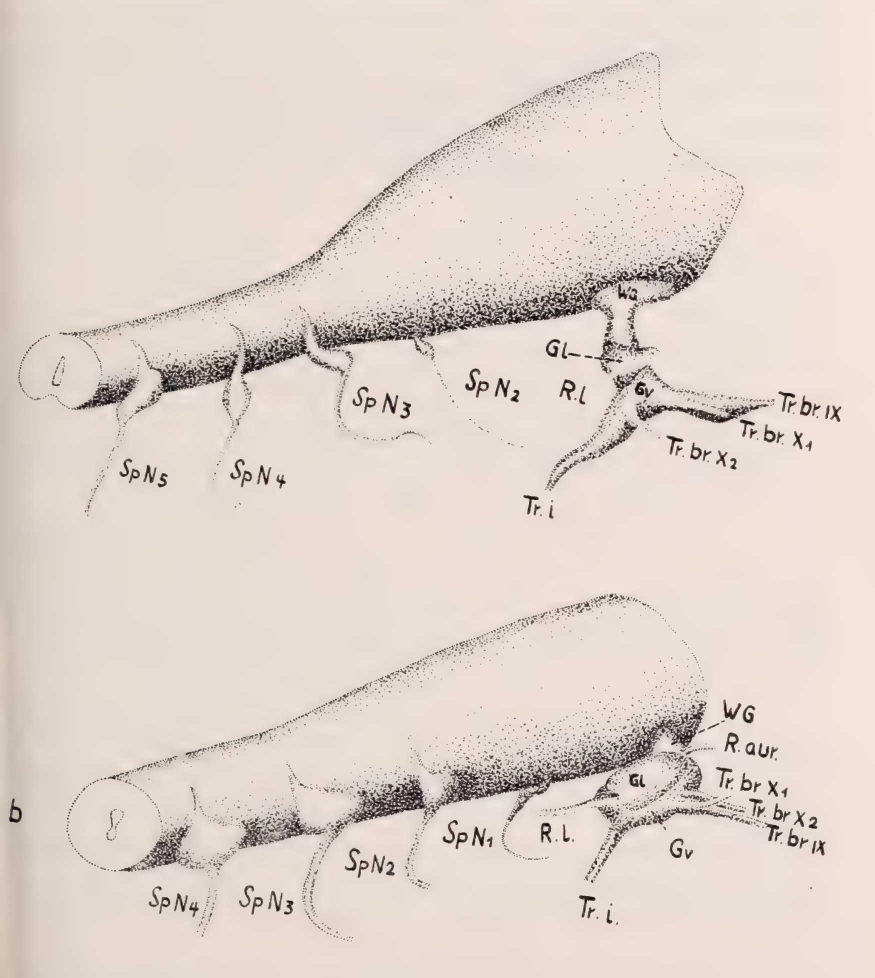


Abb. 4.

Rekonstruktionen der normalen Austauschbereiche. a) *Bombinator* (die Verdickung des Spinalnerves 2 gehört der ventralen Wurzel an), b) *Triton*. Vergr. 60 ×.

Rohrtypen zu beschreiben. Ich beschränke mich dabei auf *Triton*-Larven der Stadien Gl. 39 und 40 und gleichaltrige *Bombinator*-Larven. Dies sind die Stadien, in denen die meisten Chimaeren fixiert wurden. Die dabei gemachten Beobachtungen gelten auch weitgehend für die jüngeren Stadien (Gl. 28—34).

1. *Neuralrohr*

In den Abbildungen 4 und 4 *a* sind die Neuralbereiche, die in meinen Experimenten am häufigsten ausgetauscht wurden, für *Triton* und *Bombinator* wiedergegeben. Sie umfassen den hintersten Teil des Nachhirns mit den letzten Hirnganglien (IX, X) und den vorderen Abschnitt des Rückenmarks bis zum vierten oder fünften Spinal-

Tabelle 1.

Kernzahlen, Rohrflächen und Gewebeflächen von Neuralrohrquerschnitten.

Bezeichnung des Tieres	4. Vaguswurzel			2. Spinalganglion			3. Spinalganglion		
	Kern zahl	Nachhirn-Querschnitt, mm²		Kern zahl	Rückenmarkquerschnitt, mm²		Kern zahl	Rückenmarkquerschnitt, mm²	
		Gewebe + Lumen	Gewebe ohne Lumen		Gewebe + Lumen	Gewebe ohne Lumen		Gewebe + Lumen	Gewebe ohne Lumen
Tr-Kontrolle, Gl. 39 . . .	561	0,105	0,089	506	0,065	0,060	318	0,046	0,045
Bo-Kontrolle, Shumway 25	709	0,158	0,099	340	0,055	0,041	153	0,024	0,023
Prot. XI A_1, Gl. 37 . . .	560	0,103 [1]	0,087	181	0,030	0,028	163	0,026	0,023
Prot. XII A_1, Gl. 40 . . .	580	0,104 [1]	0,087	182	0,028	0,027	148	0,023	0,020
Prot. V A_4, Gl. 38 . . .	553	0,100 [1]	0,092	177	0,029	0,027	127	0,022	0,021
Prot. XX A_1, Gl. 39 . . .	612	0,109 [2]	0,080	407	0,073	0,059	236	0,039	0,030

[1] Querschnitt liegt noch im Wirtsbereich.
[2] Querschnitt liegt im Implantat (vgl. Abb. 11).

ganglion. Es handelt sich um Rekonstruktionen aus Querschnitten [1]. Sie lassen erkennen, dass das Volumen des Nachhirns in der *Bombinator*-Larve umfangreicher ist als bei *Triton;* das Rückenmark aber ist dünner. Infolgedessen ist der Querschnitt des Rückenmarks bei *Triton* weiter hinten deutlich grösser als bei *Bombinator.* Diese schon anhand der Rekonstruktionen gut feststellbaren Unterschiede im Volumen der beiden Neuralrohrtypen werden

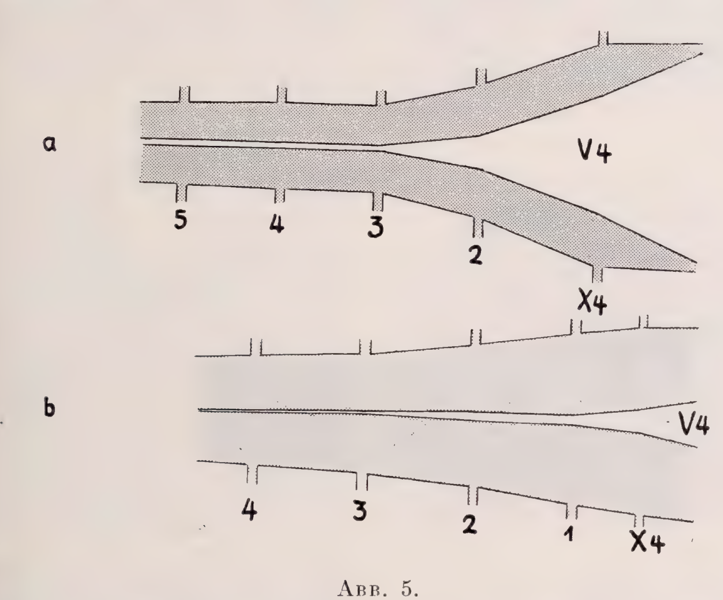


Abb. 5.

Horizontale Längsschnitte durch Nachhirn und vorderes Rückenmark der reinen Arten. 4. Wurzel des Vagus und Spinalganglien schematisch dargestellt, jedoch in richtigen Abständen eingetragen. a) *Bombinator* (weist kein 1. Spinalnervenpaar auf), b) *Triton.* Vergr. 60 ×.

durch das Zahlenmaterial der Tabelle 1 noch genauer erfasst. Sie enthält für *Triton* Gl. 39 und die gleichaltrige *Bombinator*-Larve die Kernzahlen und die Querschnittflächen für drei Querschnitte: der erste geht durch die hinterste Vaguswurzel, der zweite durch die ventrale Wurzel des zweiten und der dritte durch die ventrale Wurzel des dritten Spinalganglions. Die Flächen (Gewebe+Lumen)

[1] Dabei wurde, wie bei sämtlichen weiteren Rekonstruktionen, jeder zweite Schnitt mit Zeichenapparat in 100-facher Vergrösserung entworfen. Schnittdicke 12μ. Die einzelnen Schnitte wurden auf einer schräg von rechts oben nach links unten verlaufenden Achse im Abstand der doppelten Schnittdicke (24μ. Vergrösserung 100 ×) aufgetragen.

wie auch die Kernzahlen sind bei *Bombinator* im Nachhirn grösser. Dagegen sind die Gesamtquerschnitte, auch die Gewebeflächen ohne Lumen und die Kernzahlen im Rückenmark kleiner als bei *Triton*.

Ein weiterer deutlicher Unterschied liegt in der Ausdehnung des Nachhirnventrikels. Dies ist in Abbildung 5 *a* und *b* wiedergegeben. Die beiden Figuren stellen schematische horizontale Längsschnitte durch Nachhirn und vorderes Rückenmark mit den anschliessenden Wurzeln des Glossopharyngeus-Vagus und der Spinalganglien dar, *a* für *Bombinator*, *b* für *Triton*. Auch die Wurzeln sind schematisch dargestellt, jedoch in richtigen Abständen eingetragen. Die Wandstärke des Rohres und Ausdehnung des 4. Ventrikels entspricht den wirklichen Massen. Letzterer ist bei *Triton* im Bereich der hintersten (4.) Vaguswurzel schon beinahe so eng wie der Zentralkanal des Rückenmarks, der dicht hinter dem ersten Spinalganglion beginnt. Die gleichaltrige *Bombinator*-Larve weist in der Zone der hintersten Vaguswurzel noch einen geräumigen vierten Ventrikel auf, der sich um zwei Spinalsegmente weiterzieht; erst von dort an hat das Rückenmark das charakteristische enge Lumen.

In Abbildung 6 endlich ist wiederum für beide Arten eine Reihe von Querschnitten wiedergegeben. 6 *a—c* für *Bombinator*, *d—f* für *Triton*. *a* und *d* liegen auf der Höhe des IX–X-Ganglions, *b* und *e* auf derjenigen des 2. Spinalganglions, *c* und *f* in der Zone des 3. Spinalganglions. Alle Bilder sind in gleicher Vergrösserung wiedergegeben. Auch hier drückt sich die Verschiedenheit im Ventrikel und in der Grösse der Querschnitte aus.

In Abbildung 6 sind auch die kleineren histologischen Unterschiede zwischen den Neuralrohren der beiden Arten zu sehen. Das *Bombinator*-Rückenmark hat eine ventrale Rinne (Fissura mediana ventralis), die bei *Triton* fehlt. In den Seitenwänden des Rückenmarks sind bei *Triton* die dorsalen Flügelplatten (Abb. 6 Fpl) mächtiger entwickelt als die ventraleren Grundplatten, wogegen bei *Bombinator* die Masse der Ganglienzellen gleichmässiger verteilt ist. Endlich hat *Bombinator* eine stärkere Entwicklung der Nervenfasermasse und ausgeprägtere Unterschiede zwischen den Ganglien- und Ependymzellen. Letztere sind schmal, langgestreckt und palisadenförmig um den Zentralkanal angeordnet. Die Kerne der Ganglienzellen sind rundlich und bedeutend schwächer

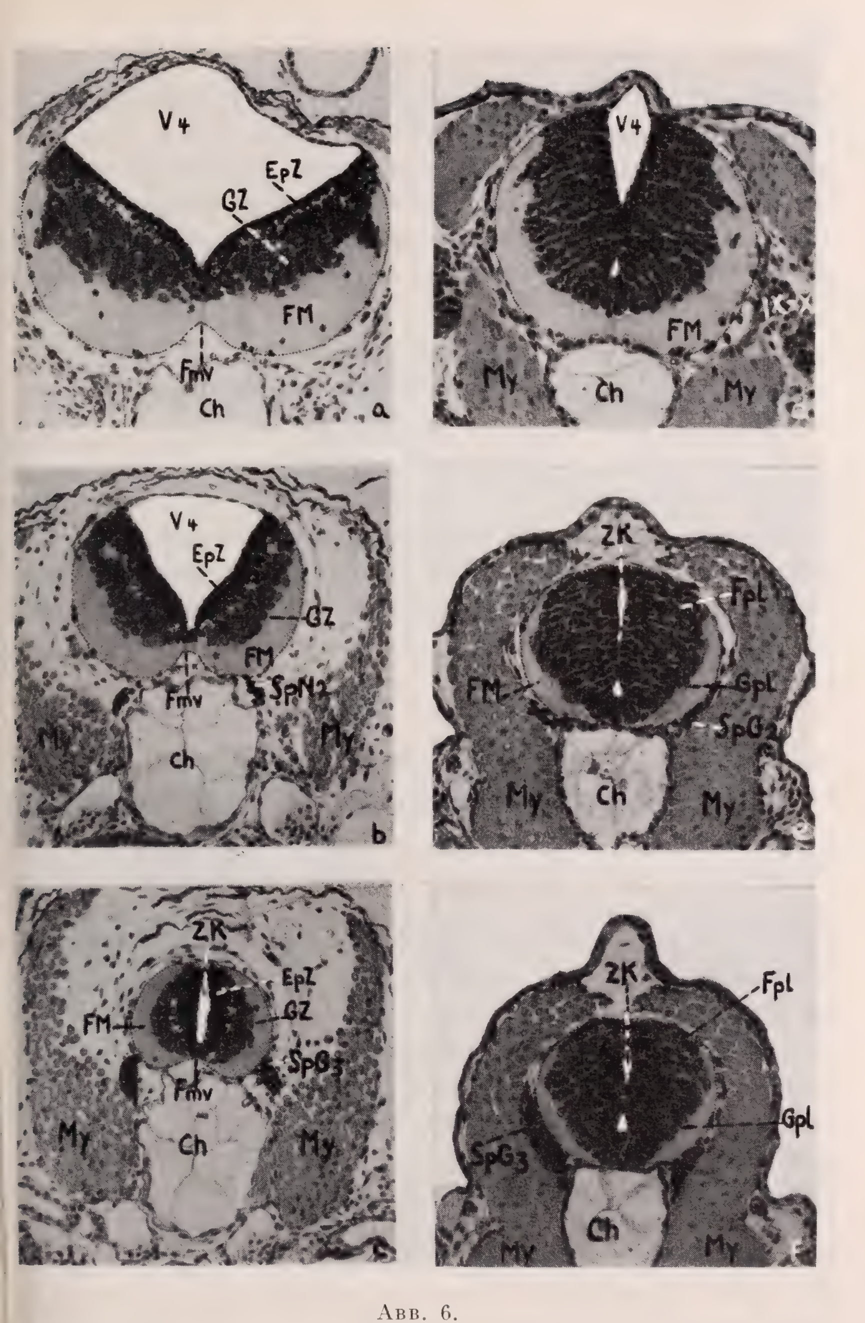


Abb. 6.

Querschnitte durch die Austauschbereiche der reinen Arten; linke Reihe Bo, rechte Reihe Tr; $a + d$ = Region der 4. Vaguswurzel, $b + e$ = Region des zweiten Spinalnerven, $c + f$ = Region des dritten Spinalganglions. Vergr. 78 ×.

färbbar (Abb. 6 *c*). Bei *Triton* dagegen sind die Ependymzellen den Ganglienzellen noch ähnlich (Abb. 6 *f*). Sie sind weniger langgestreckt, der Färbungsunterschied ist geringer und eine deutliche Abgrenzung gegen die Ganglienzellen ist nicht vorhanden. Diese Unterschiede sind wohl zum Teil nicht art-, sondern altersbedingt, da sich *Bombinator* in der gleichen Zeitspanne weiter entwickelt hat als *Triton*.

2. *Vagus-Glossopharyngeuskomplex*

In Abbildung 4 *a* und *b* sind neben den Neuralrohren auch die genannten letzten Hirnganglien rekonstruiert. Sie zeigen in den beiden Amphibientypen erhebliche Unterschiede. Der Vaguskomplex ist in der *Triton*-Larve ziemlich gedrungen. Er liegt der Seitenfläche des Nachhirns nahe an und breitet sich mehr dorsoventral aus. Bei der *Bombinator*-Larve liegt seine Hauptmasse weiter vom Nachhirn entfernt und erstreckt sich stärker in lateraler Richtung.

3. *Spinalganglien und Spinalnerven*

Dem Neuralsystem von *Bombinator* fehlt das erste Spinalganglienpaar. Der zweite Spinalnerv hat nur die ventrale Wurzel. Die ventralen Aeste der beiden folgenden Spinalganglien bilden den Plexus brachialis; in dem hier untersuchten Stadium konnte jedoch erst der dritte Spinalnerv als schwacher Strang bis in die Vorderbeinknospe verfolgt werden. Die Masse der Spinalganglien ist klein, die Gestalt spindelförmig; die Ganglien liegen mehr ventral vom Neuralrohr und seitlich etwas von ihm entfernt.

Bei *Triton* ist der erste Spinalnerv vorhanden, allerdings nur rudimentär, ohne dorsale Wurzel und Spinalganglion. Die Spinalnerven 2—4 haben die typische ventrale und dorsale Wurzel, diese mit Spinalganglion. Vom 3. und 4. Spinalnerven reichen stärkere Nervenstränge bis in die Vorderbeinknospe, die bei *Triton* schon viel weiter entwickelt ist als bei *Bombinator*. Die Hauptmasse der Spinalganglien ist breit, scheibenförmig und eng an die Seitenfläche des Neuralrohrs angelegt.

IV. MORPHOLOGISCHE UND HISTOLOGISCHE LEISTUNGEN DER *BOMBINATOR*-IMPLANTATE IM *TRITON*-WIRT BIS ZUM EINSETZEN DER DEGENERATION

(Stadien Gl. 28—40, bis 11 Tage nach der Operation)

Für diese Untersuchung stehen 17 Chimaeren zur Verfügung. Diese wurde sukzessive vom ersten bis zum elften Tage nach der Operation fixiert. Die am besten gelungenen Chimaeren wurden am längsten aufgezogen. Deshalb steht für die Untersuchung der jüngeren Stadien nur ein relativ schlechtes Material zur Verfügung. Der prozentuale Anteil jüngerer guter Chimaeren ist folglich hier kleiner als er in Wirklichkeit gewesen wäre.

A. Jüngere Stadien, 5 Tage nach der Operation

Das Typische dieser Stadien sei am folgenden Beispiel (Prot. XIV A_3, Gl. 28) dargestellt.

1. *Morphologie und Histologie des Implantatrohrs*

Das Implantat beginnt an der Grenze zwischen Nachhirn und Rückenmark. Abgesehen von einem kleinen Defekt gehen die Gewebe des Nachhirns und des implantierten Rückenmarks glatt ineinander über, woraus wir schliessen, dass sich die fremden Neuralgewebe in diesem Stadium gut vertragen. Die Grenzen zwischen Wirts- und Implantanteil verlaufen schräg. Auf dem abgebildeten Querschnitt aus der vorderen Implantatgrenze (Abb. 7) besteht der dorsale rechte Teil des Neuralrohrs aus *Triton*- und der Rest aus *Bombinator*-Zellen. Auch an der hinteren Implantatgrenze ist der Uebergang vollkommen glatt.

Im mittleren, nur aus Bo-Zellen bestehenden Neuralrohrbereich, entspricht der Rohrquerschnitt weitgehend demjenigen des Spenders.

Die unmittelbar vor und hinter dem Implantat gelegenen Neuralrohrabschnitte des Wirtes enthalten noch reichlich Dotter-

schollen (Abb. 7 Tr Do). Im Randgebiet der Seitenwände haben sich erst einige wenige Neuroblasten zu Ganglienzellen umgewandelt. Ihre Nervenfasern bilden einen ersten schwachen peripheren Saum. Die den Zentralkanal umgebenden Zellen sind länglich, haben sich aber noch nicht zu Ependymzellen mit Fortsätzen



Abb. 7.

XIV A_3. Gl. 28 Querschnitt durch die vorderste Implantatregion. Der rechte dorsale Teil des Neuralrohrs besteht aus Tr-Zellen, zwischen denen sich noch zahlreiche Dotterschollen befinden. Im Bo-Anteil des Rohres ist der Dotter viel weiter abgebaut. Vergr. 257 ×.

entwickelt. Sie sind auch in den Kontrollen noch nicht weiter differenziert.

Die histologische Differenzierung der implantierten *Bombinator*-Neuralplatte, die sich 17 Stunden nach der Operation gleichzeitig mit derjenigen des Wirtes zum Rohr geschlossen hatte, ist dagegen schon bedeutend weiter fortgeschritten. Der Dotter ist weiter abgebaut (Abb. 7). Die Zahl der schon zu Ganglienzellen differenzierten Neuroblasten ist erheblich grösser. Damit wurde auch die peripher gelegene Nervenfasermasse umfangreicher. Ausserdem haben sich schon zahlreiche Ependymzellen entwickelt. Dieser

Entwicklungszustand entspricht der normalen *Bombinator*-Differenzierung. Das implantierte Neuralrohr hat somit im fremden Wirtskörper sein arteigenes Entwicklungstempo beibehalten.

2. *Spinalganglien*

Ein ähnlicher Unterschied im Differenzierungsgrad wie beim Neuralrohr findet sich auch bei den Spinalganglien. Sie enthalten bei *Bombinator* die typischen drei Zellsorten: grosse tropfenförmige Ganglienzellen mit pigmentreichem Plasma und blassen Kernen, kleine Zellen (wahrscheinlich Neuroblasten) mit dunkler gefärbtem Kern und kaum sichtbarem Plasma, sowie Schwann'sche Scheidezellen. Die Spinalganglien weisen ferner schon dorsale und ventrale Wurzeln auf und der Ramus ventralis kann auf den Querschnitten bis in die Vornierenregion verfolgt werden. Dagegen haben die *Triton*-Kontrollarven vom Stadium Gl. 28 noch keine gesonderten Spinalganglien entwickelt. Dieses Stadium wird im Vorderrumpf erst in Gl. 31 erreicht (GLAESNER 1925, S. 15; ähnlich DETWILER 1937, Fig. 24 ff, für *Amblystoma*).

Die Ganglienleiste des Implantats hat Spinalganglien geliefert, die jedoch nicht richtig segmentiert sind und nur ganz kurze zarte Rami ventrales aufweisen. Ihre Masse liegt hier nicht wie bei *Bombinator* ventral vom Neuralrohr und etwas seitlich von ihm entfernt. Vielmehr ist sie wie bei *Triton*-Larven eng und flach an die Seitenfläche des Neuralrohrs angelegt. Dadurch weist die Lage der *Bombinator*-Spinalganglien im *Triton*-Keim deutlich Wirtseigenschaften auf. Diese sind höchstwahrscheinlich s e k u n d ä r durch räumliche Bedingungen verursacht; denn in der *Triton*-Larve sind die Muskelsegmente eng an Neuralrohr und Chorda angelegt und verhindern eine Entwicklung der Spinalganglien in seitlicher und ventraler Richtung, wogegen in der *Bombinator*-Larve zwischen Neuralrohr, Chorda und Muskulatur dem Ganglion reichlich Raum zu seiner Ausbreitung zur Verfügung steht (Abb. 6).

Histologisch sind in den vom Implantat gebildeten Spinalganglien, wie bei *Bombinator* selbst, schon grosse und kleine Ganglienzellen und Schwann'sche Scheidenzellen festzustellen. Es wird also das arteigene Differenzierungstempo beibehalten.

3. *Zusammenfassung*

Das bei der Operation zu junge *Bombinator*-Implantat (vgl. S. 630) hat das arteigene Entwicklungstempo beibehalten [1], hat den Wirtskeim nach 17 Stunden in seiner Entwicklung eingeholt und ist ihm bis zum 5. Tag nach der Operation vorausgeeilt (vgl. Abb. 7 u. S. 638).

Das *Bombinator*-Rohr hat sich in das Neuralrohr des Wirts gut eingeordnet, hat aber deutlich spendergemässe Form. An der vordern und hinteren Implantatgrenze gehen die fremden Neuralgewebe glatt ineinander über (vgl. Abb. 7).

Die Spinalganglien sind schlecht segmentiert. In Lage und Form passen sie sich sekundär an die räumlichen Verhältnisse des Wirts an (vgl. S. 654).

B. Chimaeren mittleren Alters mit normaler Einordnung und Histogenese des xenoplastischen Bombinator-Rohres

(Wirte Gl. 33 und 34, 6—7 Tage nach der Operation.)

Wir besprechen im folgenden drei Beispiele: Prot. XIX A_2 und A_3, Gl. 33; VIII A_4, Gl. 34.

1. *Neuralrohr*

In zwei Fällen (Prot. XIX A_2 und A_3) wurde nur die rechte Hälfte der *Triton*-Neuralplatte (mit rechtem Wulst) durch ein Bo-Implantat ersetzt. Aus dem implantierten Neuralplattenstück hat sich bei beiden Chimaeren die rechte Hälfte des hintersten Nachhirn- und des vordersten Rückenmarkabschnittes entwickelt. Bei XIX A_2 erstreckt sich diese Bo-Rohrhälfte vom hintersten Drittel des Labyrinths bis zum dritten Spinalganglion (Abb. 8), bei XIX A_3 reicht sie von der Vagusregion vier Segmente weit nach hinten. Die ordnungsfremden Neuralabschnitte gehen sowohl in der Masse der Ganglienzellen als auch der Nervenfasern (in Abb. 8

[1] Auch bei dem auf S. 627 erwähnten Kontrollexperiment (Einsetzen breiter *Bombinator*-Neuralplatte mit beiden Wülsten in die Flankenregion von *Triton*-Neurulen) verlief die Neurulation des heterotop xenoplastischen Implantats genau synchron mit derjenigen des Spenders.

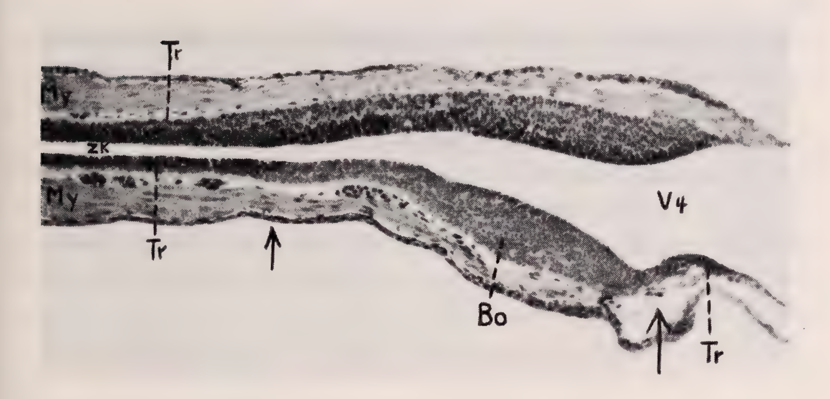


Abb. 8.

XIX A_2. Gl. 33. Horizontaler Längsschnitt durch Nachhirn und vorderes Rückenmark. Linke Rohrhälfte (in Abb. oben) ganz von Tr-Zellen gebildet; in der rechten Hälfte (in Abb. unten) ist der Bo-Anteil auf Grund der geringeren Grösse und der blasseren Färbung der Kerne leicht festzustellen. Die beiden Pfeile bezeichnen die Grenzen des Implantats. Vergr. 65 ×.

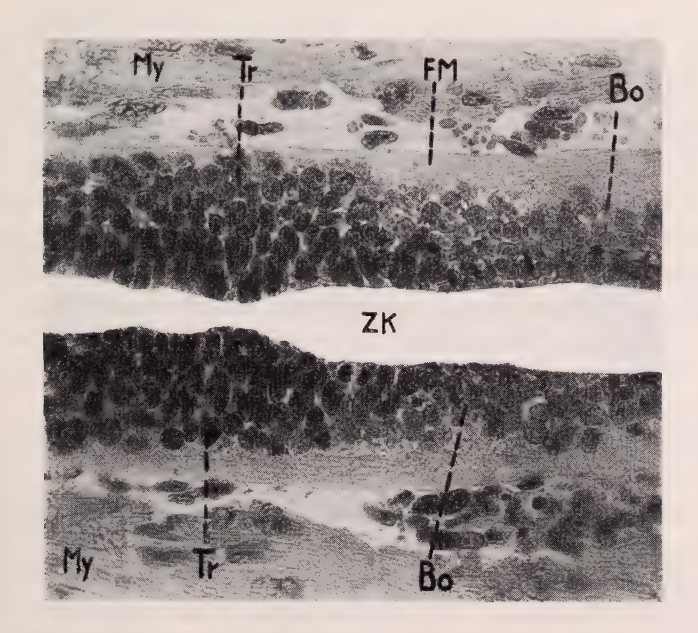


Abb. 9.

VIII A_1. Gl. 34. Horizontaler Längsschnitt durch das Rückenmark in der hinteren Grenzregion des Implantats. Fasermasse im Bereich des Implantats spendergemäss stärker entwickelt als beim Wirt. Vergr. 241 ×.

nicht zu sehen) nach vorn und hinten glatt ineinander über. Die Abgrenzung ist auf Grund der geringeren Grösse und der blasseren Färbung der *Bombinator*-Kerne sehr leicht.

Im dritten Fall (Prot. VIII A_4) wurde ein ganzes Querstück einer Bo-Neuralplatte mit beiden Wülsten in die Schulterregion implantiert (Abb. 9, Wirt Gl. 33, Horizontalschnitt). Der glatte Uebergang zwischen Wirt und Implantat in der grauen und weissen Substanz kann hier besonders deutlich erkannt werden. Die Fasermasse des Implantats ist spendergemäss stärker entwickelt als diejenige des Wirtsrohrs.

2. *Glossopharyngeus-Vagus- und Spinalganglien*

Bei den zwei halbseitigen Chimaeren ist auf der Operationsseite infolge des Einwanderns von *Bombinator*-Mesenchym die Epidermis viel stärker abgehoben als auf der Gegenseite. Dementsprechend hat sich der Vaguskomplex auf der Operationsseite wie bei *Bombinator* stärker in lateraler Richtung entwickelt als auf der Wirtsseite.

Die Ganglienleiste liefert in der normalen Entwicklung beim Aufbau des Vagus-Glossopharyngeus-Komplexes nur einen kleinen Anteil. Sie bildet das zwischen Nachhirn und Viszeral- und Lateralganglion gelegene Wurzelganglion und ausserdem einen Teil der Scheidenzellen (vgl. Yntema 1942, S. 100). Diesen Anteilen entspricht die Leistung des Implantats. Sein Neuralwulstmaterial hat in beiden Halbseitenchimaeren, bei XIX A_2 allerdings nur mit mangelhafter Einordnung, den grössten Teil des rechten Wurzelganglions geliefert. Dieses enthält ausser den *Bombinator*-Zellen auch vereinzelte *Triton*-Zellen. Letztere können entweder aus dem linken Neuralwulst oder aber aus einem bei der Operation nicht entfernten Rest des rechten Wulstes stammen.

Die Dotterresorption ist im Vagus-Glossopharyngeus-Komplex der Implantatseite weniger weit fortgeschritten als auf der Gegenseite. Sowohl in den Lateral-, als auch in den Viszeralganglien, die jedoch dem Wirt angehören, sind zahlreiche pyknotische Zellkerne festzustellen. Mangelhaft ist auch die Ausbildung des Ramus lateralis X. Er ist auf der Implantatseite viel dünner und weist nur ganz vereinzelte *Bombinator*- und keine *Triton*-Scheidenzellen auf, wogegen auf der Wirtsseite ein dicker Nerv mit zahlreichen *Triton*-Scheidenzellen vorhanden ist. Andererseits hat sich auf

der rechten Seite zwischen Muskulatur und Neuralrohr ein parallel zum Ramus lateralis verlaufender überzähliger Nervenstrang mit zahlreichen *Bombinator*-Scheidenzellen entwickelt. Er steht mit dem zweiten Spinalganglion in Verbindung.

Das dritte Spinalganglion hat sich bei XIX A_2 an richtiger Stelle normal entwickelt. Es besteht zur Hälfte aus Wirts- und zur Hälfte aus Implantatzellen.

Im Gegensatz dazu sind in der Larve XIX A_3 die vier vordersten chimaerisch zusammengesetzten Spinalganglien der rechten Seite nicht segmental getrennt. Sie stehen, ähnlich wie in der älteren Larve von Abbildung 11, über die Segmentgrenzen hinweg untereinander in Verbindung. Die zugehörigen Muskelsegmente sind normal segmentiert.

3. *Zusammenfassung*

1. Das Implantat bildet in allen drei Fällen die glatte Fortsetzung des Wirtsrohres; Ganglienbereiche und Fasermassen des Rückenmarks gehen lückenlos ineinander über (vgl. Abb. 8 u. 9).
2. Die Neuralleiste des Implantats hat sich am Aufbau des Vagus-Glossopharyngeus-Komplexes durch die Bildung des Wurzelganglions beteiligt. Ebenfalls wurden die Schwann'schen Scheïdenzellen des Ramus lateralis von der Neuralleiste des Implantats geliefert (vgl. S. 642).
3. Es wurden chimaerisch zusammengesetzte Spinalganglien gebildet, die teils normal, teils trotz normalem Bau der benachbarten Muskelsegmente nicht richtig segmentiert sind (vgl. S. 643).

C. Aeltere Chimaeren mit maximalen xenoplastischen Leistungen

Diese Gruppe von Chimaeren zeigt den Höhepunkt der xenoplastischen Leistungen und verdient damit besonderes Interesse. Die normale Einordnung des fremden Neuralrohrs ist erhalten geblieben. Dagegen zeigt es histologisch die ersten Anzeichen einer Entwicklungshemmung. Auch die Spinalnerven sind weitgehend xenoplastisch und innervieren die Vorderbeine. Im folgenden werden drei Fälle näher besprochen.

Prot. XI A_1, Gl. 37; XX A_1, Gl. 39; XII A_1, Gl. 40. Fixierung der Larven mit kurzen Vorderbeinstummeln, 9 bis 11 Tage nach Operation.

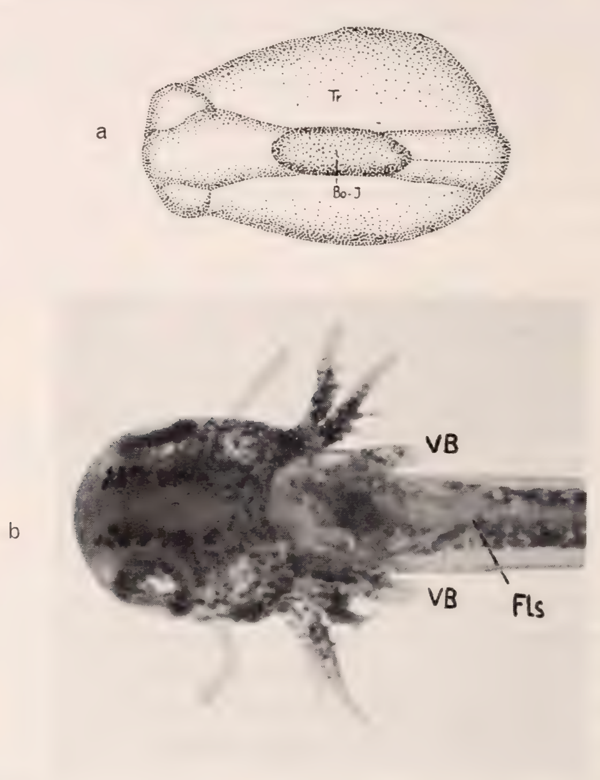


Abb. 10.

XI A_1. *a*) 23 Stunden nach der Operation. Das Implantat hat sich gleichzeitig mit der Neuralplatte des Wirts zum Rohr geschlossen.
b) 9 Tage nach der Operation (Gl. 37). Im Implantatbereich ist der Wirt mit Bo-Melanophoren besiedelt, welche auch in die Kiemenäste eingewandert sind. Über dem Implantat ist der Flossensaum stark erhöht.

Lebendbeobachtungen.

Als Beispiel für Operation und Verhalten im Leben seien hier die Aufzeichnungen über die Larve XI A_1 gegeben, die sich am besten entwickelt hatte:

Operation 29.5.45 *Triton* vital gefärbt, *Bombinator* ungefärbt. Austausch der Neuralplatte des Vorderrumpfs mit Wülsten. Bei *Triton* konnte das ganze Plattenstück ohne Beschädigung der Unterlagerung

herausgehoben werden, bei *Bombinator* dagegen wurden kleine Fetzen der Unterlagerung mit der Neuralplatte herausgerissen und mitimplantiert. Die Implantate liegen orthotop.

30.5. Das Implantat hat sich gleichzeitig mit der Neuralplatte des Wirtes zum Rohr geschlossen (Abb. 10 *a*).

7.6. Der Wirtskeim hat sich zu einer Larve mit kurzen Vorderbeinstummeln und verzweigten Keimen entwickelt (Abb. 10 *b*, Gl. 37). Ueber dem Implantatabschnitt hat sich ein hoher *Bombinator*-Flossensaum entwickelt. Aus der Neuralleiste des Implantats sind Melanophoren ausgewandert und besiedeln beide Flanken des Wirtes. Sie haben das typische Netzmuster vom *Bombinator* gebildet. Die Larve schwimmt normal. Das Tier wird in Bouin fixiert.

Im Gegensatz zu Larve XI A_1 war der Körper der beiden andern Larven hinter dem Implantat in ventraler Richtung abgekrümmt. Die Anomalie entspricht den Kyphosen, wie sie Hadorn (1947) als Folge von Unterbrechungen zwischen Hirn und Rückenmark in Embryonen (bis Gl. 24—27) beschrieben hat; es ist somit nicht wahrscheinlich, dass sich das xenoplastische Hirn sofort richtig mit dem Wirtshirn verbunden hat. Durch die Kyphosen wurden auch normale Schwimmbewegungen weitgehend verunmöglicht. Auf Berührung der Schwanzspitze reagierten die beiden Tiere mit Kreisbewegungen; nach Berührung des Kopfes erfolgte keine Reaktion.

Zu gleicher Zeit wie die drei *Triton*-Chimaeren mit *Bombinator*-Implantat wurden auch die reziproken *Bombinator*-Partner mit *Triton*-Implantat fixiert (Protokoll XI Bo 1; XX Bo 1; XII Bo 1). Aus dem Vergleich der beiden Chimaerengruppen geht hervor, dass die Implantationen wirklich genau orthotop erfolgten. Ausserdem wurden Kontrollarven fixiert.

Morphologische und histologische Untersuchung

1. *Rückenmark*

Die Länge der aus den *Bombinator*-Implantaten entwickelten Neuralrohrabschnitte ist aus Abbildung 11 *a*—*c* ersichtlich. Das *Bombinator*-Neuralrohr geht in seiner äusseren Form glatt in das Wirtsneuralrohr über. Es umfasst bei 11 *a* und *b* das Schulterrückenmark, aber kein oder fast kein Nachhirn, bei 11 *c* (XX A_1) Rückenmark und Nachhirn. Auch die Fasermassen gehen, soweit die unspezifische Färbung einen Schluss erlaubt, vom Wirt in das

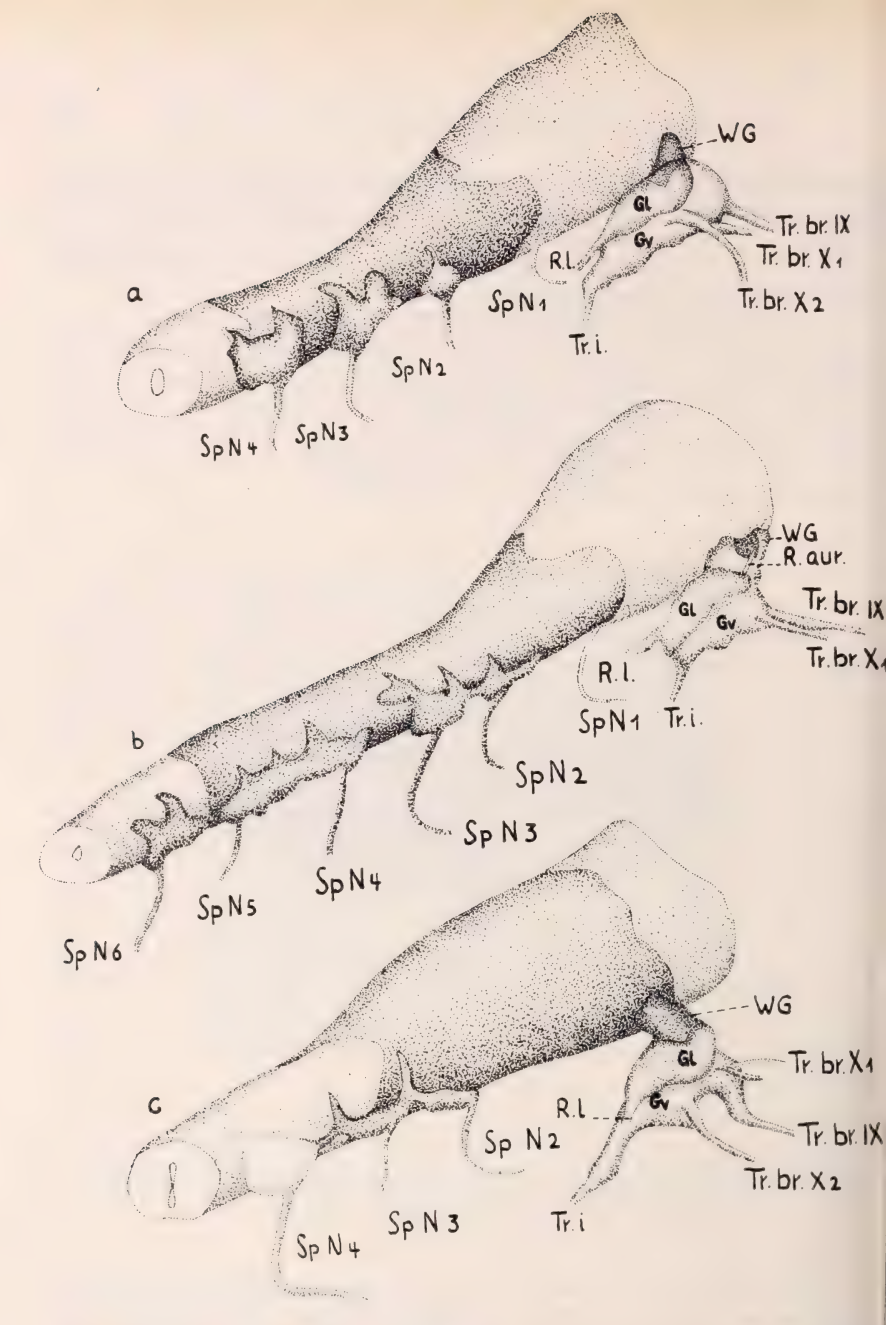


Abb. 11.

Rekonstruktionen des Nachhirns und des Schulterrückenmarks samt Kopfganglien IX–X, Spinalganglien und Spinalnerven. Implantate dunkel punktiert. Die äussere Form der transplantierten Neuralrohrstücke entspricht derjenigen der Spender, Form und Anordnung der Spinalganglien entsprechen eher dem Wirt.

a) XI A_1. Wurzelganglion IX–X ganz vom Implantat gebildet. Spinalganglien segmental angeordnet.

b) XII A_1. Wurzelganglion IX–X nur zum Teil vom Implantat gebildet. Die Spinalganglien sind nicht richtig gesondert.

c) XX A_1. Form und Anordnung des IX–X-Komplexes entspricht weitgehend dem Spendertyp. Spinalganglien nicht richtig gesondert. Vergr. 60 ×.

mplantat über. Das gleiche gilt auch für die Ganglienbereiche und len Zentralkanal. Nur in zwei Fällen sind geringe Unregelmässig-ceiten vorhanden: Bei XX A_1 ist in der linken Nachhirnhälfte der Jebergang des Gangliengewebes vom Implantat zum Wirt gestört; bei XI A_1 ist an der ninteren Implantat-grenze der Zentralka-ıal unterbrochen.

Eine Uebergangs-telle aus der Region les I. Spinalnervs ist ür das Tier XI A_1 in Abb. 12 wiedergege-en. Sie enthält rechts *Triton-* und *Bombina-or-*, links nur *Bombi-ator*-Gewebe. Die ver-chiedenen Bereiche aben sich zu einem wohl proportionierten Neuralrohrquerschnitt vereinigt. Er bildet in einer Form ein Mitteldingt zwischen normalen *Triton-* und *Bombinator*-Verhältnissen.

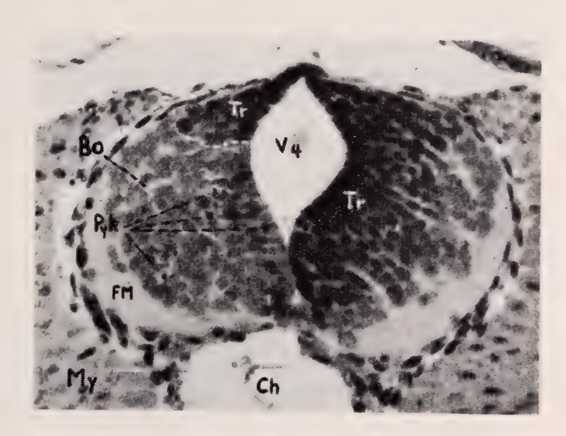


ABB. 12.

XI A_1. Neuralrohrquerschnitt aus der Region des ersten Spinalnerven (Übergangsstelle zwischen Wirt und Implantat). Er bildet in seiner Form ein Mittelding zwischen Tr- und Bo-Neuralrohr. Vergr. 160 ×.

In der Region des 2. Spinalganglions weist das Rohr, das hier ganz aus *Bombinator*-Zellen besteht, die auf Seite 634 beschriebenen typischen *Bombinator*-Eigenschaften auf (Abb. 13): Deutliche Fissura mediana ventralis, spaltförmiger Zentralkanal, grosse Fasermasse, gleichmässig auf Grund und Flügelplatte verteiltes Neuralgewebe, grosser Unterschied zwischen Ependym und Ganglienzellen.

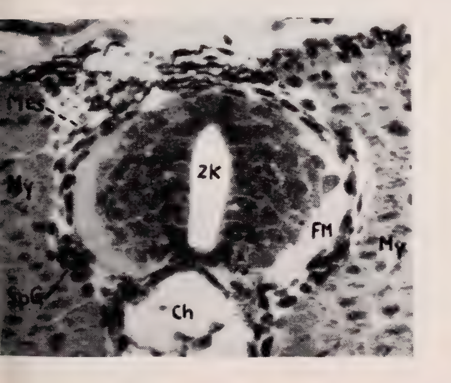


ABB. 13.

XI A_1. Neuralrohrquerschnitt aus der Region des zweiten Spinalganglions. Das Bo-Neuralrohr weist typische Spendereigenschaften auf. Vergr. 148 ×.

Dagegen ist im Gegensatz zu den histologischen Charakteren ein grob morphologisches Merkmal offenbar vom Wirt beeinflusst worden. Dies betrifft die Form und Ausdehnung des vierten

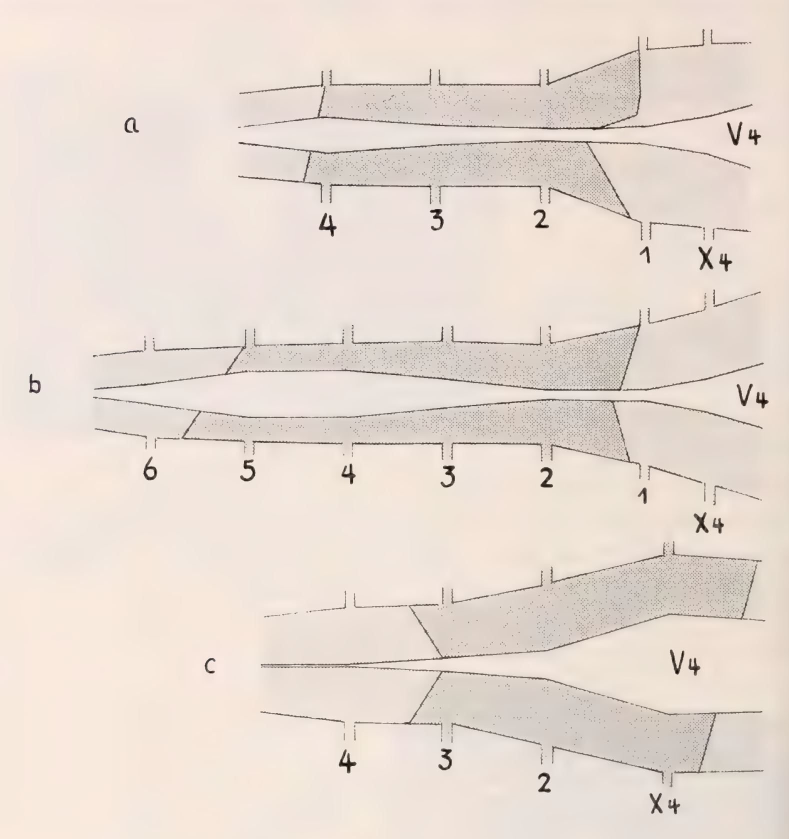


Abb. 14.

Horizontale Längsschnitte durch Nachhirn und vorderes Rückenmark (gleiche Darstellungsart wie bei Abb. 5). *a*) XI A_1. *b*) XII A_1. *c*) XX A_1. Bei *a*) und *b*) hat das Implantat, wie bei *Triton*, schon vor dem 2. Spinalganglion einen engen Rückenmarkkanal, wogegen bei *c*) der Kanal des dort weiter vorn gelegenen Implantats Spendertypus aufweist. Bei *a*) und *b*) ist der Zentralkanal im hinteren Implantatabschnitt anormal aufgetrieben. Vergr. 60 ×.

Ventrikels. Hierüber geben die schematischen Abbildungen 14 *a*—*c* Auskunft, die in ähnlicher Weise wie Abbildungen 5 *a* und *b* hergestellt wurden. Sie stellen schematische horizontale Schnitte dar. Wandstärke, Höhlung des zentralen Kanals sowie Ansatz der

Spinalnerven entsprechen den wirklichen Verhältnissen. Die Spinal- ganglien und Einzelheiten der Spinalnerven sind weggelassen.

Das xenoplastische Neuralrohr hat bei XI A_1 und XII A_1 wie bei *Triton* schon vor dem 2. Spinalganglion einen engen Rücken- markskanal, während sich bei *Bombinator* der Nachhirnventrikel noch bis zum Abgang der 3. Spinalnerven weiter erstreckt. Weiter hinten ist der Zentralkanal besonders bei XII A_1 anormal auf- getrieben.

Im Fall von XX A_1 (Abb. 14 *c*) hat das Implantat, das hier weiter vorn liegt, Spendertypus mit erweitertem bis zum 3. Spinal- nerven reichenden Ventrikel.

Im Gegensatz zur Form des vorderen Neuralrohrbereiches und der Ausdehnung des Ventrikellumens zeigt die Dicke der Wandung in hohem Mass die herkunftsgemässen Eigenschaften. Sie nimmt nicht wie bei *Triton* gleichmässig ab, sondern verschmälert sich wie bei *Bombinator* hinter dem ersten Spinalganglion rasch zu einem dünneren Rohr. Dem entsprechen auch die in Tabelle 1 zusammen- gestellten Kernzahlen, Rohrquerschnitte und Gewebequerschnitte für den Bereich des 3. Spinalganglions. Sie stimmen hier weitgehend mit denjenigen der *Bombinator*-Kontrolle überein. Dagegen sind sie für die Region des 2. Spinalganglions viel kleiner als bei den beiden reinen Arten.

H i s t o l o g i s c h ist die xenoplastische Neuralrohrstrecke der Chimaere XX A_1 ganz normal. Dagegen zeigen die Implantate XI A_1 und XII A_1 Anfänge von Störungen: Pyknosen (Abb. 12 und 13), ferner Ansammlungen oder Klumpen von Pigment- körnchen, besonders in den Zellen rings um den Zentralkanal. Ausserdem ist bei XI A_1 die Zahl der Mitosen stark vermindert (5 gegen *Bombinator* 13).

Die Implantatzellen haben ihren ganzen Dottervorrat ver- braucht und sind schon seit einiger Zeit (von Gl. Stad. 32 an) für ihre weitere Entwicklung auf die Ernährung durch den Wirt angewiesen. Der Fall XX A_1 zeigt, dass diese Ernährung ohne histologische Störungen vor sich gehen kann.

In allen drei Larven ist das xenoplastische *Bombinator*-Neural- rohr von einem dichten, stellenweise 3—4 schichtigen Mantel von *Triton*-Mesenchymzellen umgeben. Diese Verstärkung des Mesen- chyms rings um das Implantat scheint eine regelmässige Reaktion des Wirtes auf das fremde Neuralrohr zu sein.

2. *Glossopharyngeus-Vagus-Komplex*

Das Wurzelganglion des Glossopharyngeus-Vagus ist, wie Abbildung 11 zeigt, bei XX A_1 ganz, bei XI A_1 zum grössten Teil, bei XII A_1 zu einem kleineren Anteil xenoplastisch. In Abbildung 15 ist für XI A_1 ein Querschnitt durch die betreffende Zone abgebildet, der das Wurzelganglion längs schneidet und die

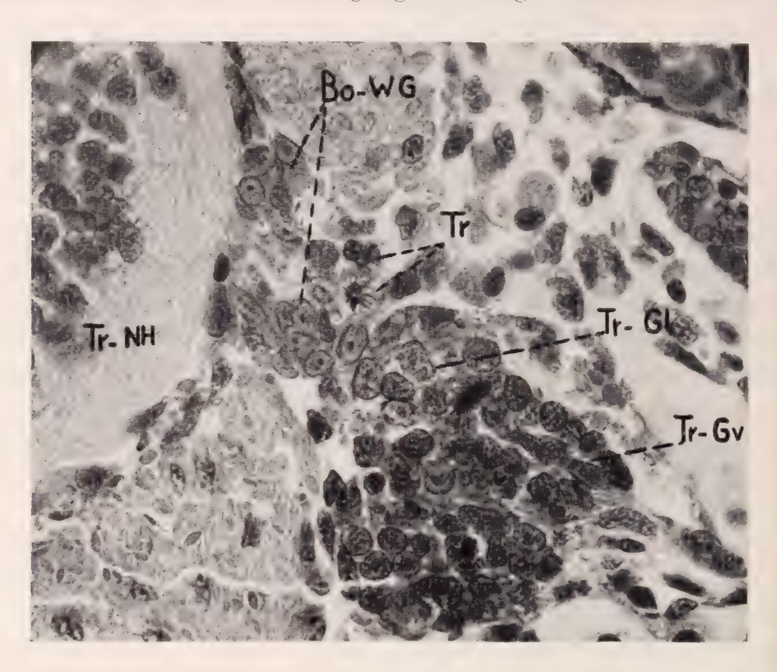


Abb. 15.

XI A_1. Querschnitt durch Vagusregion. Wurzelganglion durch Bo-Zellen gebildet. Nachhirn, Lateral- und Viszeralganglion des Vagus bestehen aus Wirtszellen. Vergr. 365 ×.

Bombinator-Zellen an ihren kleinen blassen Kernen erkennen lässt. Ob die nahe benachbarten *Triton*-Zellen auch zum Ganglion gehören, ist unsicher. Das xenoplastische Material ist gut eingeordnet.

Im Bezug auf die Lage des Implantats bieten XI A_1 und XII A_1 besondere Verhältnisse. Das Implantat beginnt hier erst h i n t e r der Abgangsstelle der 1. Spinalnerven. Das Material der Vagus-Glossopharyngeuswurzeln muss also vom Implantatbereich nach vorn gewandert sein. Dies steht in Einklang mit den Beobachtungen

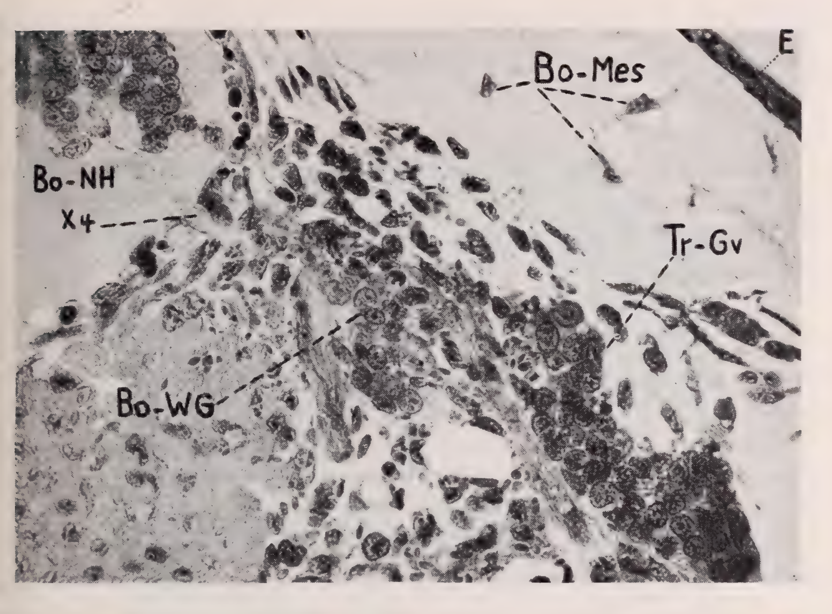


Abb. 16.

XX A_1. Querschnitt durch Vagusregion. Der IX–X-Komplex steht stark seitlich vom Nachhirn ab und ist stärker in die Länge gezogen als bei normalen Tr-Larven.

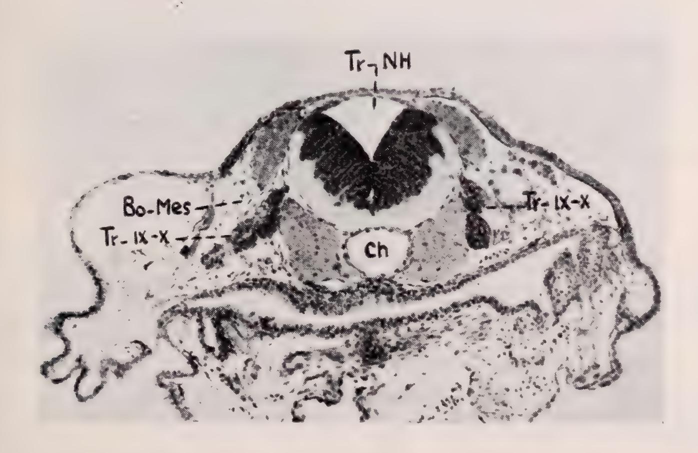


Abb. 17.

S VIII A_2. Querschnitt durch Vagusregion einer Tr-Larve mit Bo-Implantat in der Vornierengegend. Bo-Mesenchym ist in die linke Vagusregion eingewandert. Der linke IX–X-Komplex steht stark seitlich vom Nachhirn ab und ist stärker in die Länge gezogen als der rechte.

Yntema's (1942) bei Amblystoma. Er erkannte, dass die Zellen, die das Wurzelganglion IX–X bilden, ursprünglich weiter hinten an der Stelle der sensorischen Ganglien des 1. und 2. Spinalnerven liegen und nach vorn wandern.

In der Larve XX A_1 steht der ganze IX–X-Komplex ähnlich wie bei *Bombinator* stark seitlich vom Nachhirn ab und hat wie Abbildung 11 *c* zeigt auch stärker *Bombinator*-Form, obschon er grösstenteils aus *Triton*-Zellen besteht.

Es handelt sich um den gleichen sekundären Einfluss des mesenchymatischen Raums, wie wir ihn schon für die Spinalnerven bei dem jüngsten Fall (S. 639) und für den IX–X-Nerven bei den jüngeren Chimaeren XIX A_2 und A_3 (S. 642) gefunden hatten.

Dass die Form des IX–X-Komplexes von dem durch das Mesenchym gegebenen Raum abhängt, wurde auch durch eine heterotope Verpflanzung bestätigt (Prot. S. VIII A_2, Abb. 17):

Es wurde einer *Triton*-Neurula ein Stück *Bombinator*-Neuralplatte mit beiden Wülsten in die linke Vornierengegend gesetzt. Aus der implantierten Neuralleiste ist Mesenchym in die linke Vagusregion des Wirtes eingewandert und hat dort die Epidermis abgehoben. Der zugehörige rein aus *Triton*-Zellen bestehende Glossopharyngeus-Vagus-Komplex hat sich entsprechend dem grösseren Entwicklungsraum wie bei *Bombinator* mehr in lateraler Richtung entwickelt. Dagegen weist der rechte IX–X-Komplex, der nicht vom aufquellenden *Bombinator*-Mesenchym umgeben ist, die für *Triton* normale Lagerung auf. Daraus geht eindeutig hervor, dass Form und Anordnung des Glossopharyngeus-Vagus-Komplexes weitgehend von dem ihn umgebenden Raum abhängig sind.

3. *Spinalganglien*

Alle Spinalganglien der Implantatregionen sind chimaerisch zusammengesetzt. Das Vorhandensein von *Triton*-Zellen lässt vermuten, dass anlässlich der Operation beidseitig Reste der *Triton*-Neuralwülste stehen geblieben sind. Auf die Schwierigkeit, bei der Operation an Neurulen Ganglienleiste und Hautektoderm genau gegeneinander abzugrenzen, hat schon Raven (1931, S. 274) hingewiesen. Die beiden Partner sind sowohl mit Ganglienzellen wie mit Scheidenzellen vertreten, wobei das *Bombinator*-Material erheblich überwiegt (Abb. 18). Wie ein Vergleich der Abbildungen 13 *a* und *b* mit 7 *a* und *b* zeigt, sind sämtliche vom Implantat

gelieferte Ganglienpaare der Larven XI A_1 und XII A_1 bedeutend grösser als die entsprechenden Ganglien bei *Bombinator* und ungefähr gleich gross wie diejenigen der *Triton*-Kontrollarve (vgl.



Abb. 18.

XI A_1. Querschnitt durch implantiertes Bo-Rückenmark und chimärisch zusammengesetztes Spinalganglion. In der Schnittebene liegen keine Tr-Ganglienzellen; es sind jedoch solche in anderen Schnitten vorhanden. Vergr. 637 ×.

Tab. 2). Sie liegen auch dem Neuralrohr, obschon dieses aus *Bombinator*-Gewebe besteht, seitlich flach an, wie dies für *Triton* charakteristisch ist.

In der Chimaere XI A_1 sind die Spinalganglien der Implantatzone wie Abbildung 11 *a* zeigt, richtig gesondert und segmental

angeordnet. Dagegen sind sie in XII A_1 und XX A_1 (Abb. 11 *b* u. *c*) grösstenteils über die Segmentalgrenzen hinüber verbunden. Die segmentale Ausbildung der Spinalganglien ist von der normalen Ausbildung der Muskelsegmente abhängig (Lehmann 1927, 1935; Detwiler 1932, 1934). Diese sind hier mit Ausnahme der rechtsseitigen Segmente bei XX A_1 normal. Also muss die ungenügende Segmentierung auf andere Faktoren zurückgeführt werden. Es

Tabelle 2.

Beispiel	1. Spinalsegment				2. Spinalsegment			
	SpG	d. W	v. W	R. v	SpG	d. W	v. W	R. v
Bo-Kontrolle	—	—	—	—	+	—	+	+
Tr-Kontrolle, Gl. 39 . . .	—	—	+	+	++	+	+	+
Prot. XI A_1, Gl 37. . . .	—	—	+	+	++	++	?	+
Prot. XII A_1, Gl. 40 . . .	—	—	+	+	++	+	?	+
Prot. XX A_1, Gl. 39 . . .	—	—	—	—	++	+	+	+

Beispiel	3. Spinalsegment				4. Spinalsegment			
	SpG	d. W	v. W	R. v	SpG	d. W	v. W	R. v
Bo-Kontrolle	++	+	+	++	++	+	+	++
Tr-Kontrolle, Gl. 39 . . .	+++	++	++	+++	+++	++	++	+++
Prot. XI A_1, Gl. 37 . . .	+++	++	?	++	+++	++	+	++
Prot. XII A_1, Gl. 40 . . .	+++	+++	?	++	+++	++	+	+
Prot. XX A_1, Gl. 39 . . .	++	+	+	+				

+ + + dicke Nerwenstränge; bzw grosse Ganglienmasse.
+ + mittlere Nervenstränge; bzw mittlere Ganglienmasse.
+ dünne Nervenstränge; bzw geringe Ganglienmasse.

könnte der topogenetisch-induktive Einfluss der Muskelsegmente von *Triton* für die Sonderung des Ganglienzellmaterials von

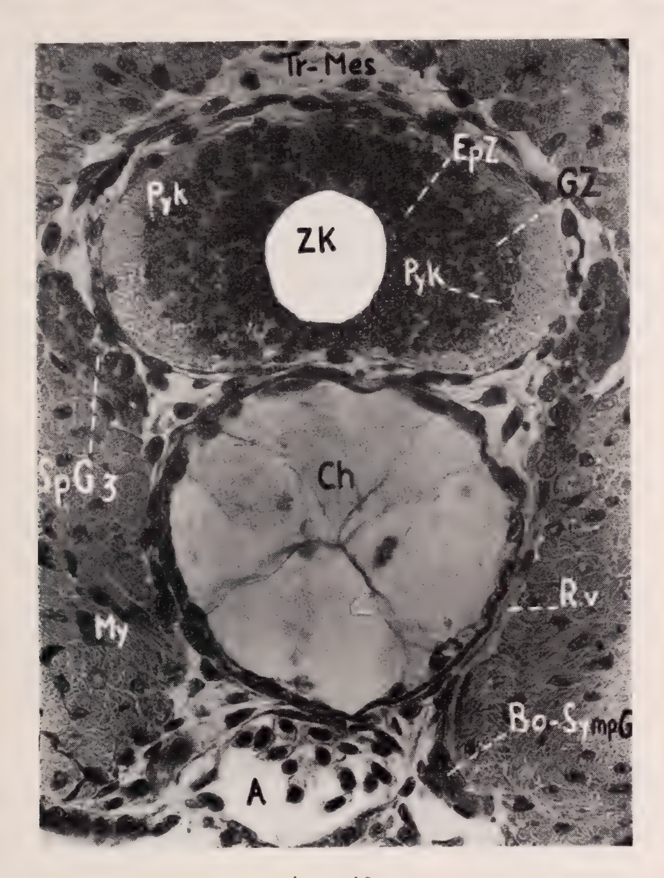


ABB. 19.

XII A_1. Bo-Neuralrohr, chimärisch zusammengesetztes drittes Spinalganglion mit Ramus ventralis und Bo-Sympathicusganglion. Der Zentralkanal ist anormal aufgetrieben. Vergr. 274 ×.

Bombinator, das sich schneller als das *Triton*-Material entwickelt, zu spät gekommen sein.

Für eine genauere Betrachtung der Grösse und Lagerung der Spinalganglien und der Spinalwurzeln kommt nur die Larve XI A_1 in Betracht, wo sich wirklich segmentale Ganglien gebildet haben. Diese sind hier ungefähr gleich gross wie *Triton*-Ganglien (vgl. Tab. 2) und liegen dem Neuralrohr, obschon dieses aus *Bombinator*-Gewebe besteht, auch seitlich flach wie bei *Triton* an (Abb. 11 *a*).

4. *Spinalwurzeln und Rami ventrales*

Hierüber geben Tabelle 2 und die Abbildungen 11 und 14 für alle drei Beispiele eine Uebersicht. Eine genauere Betrachtung soll auf den normalsten Fall, die Larve XI A_1 mit segmentierten Ganglien, beschränkt werden. Für die beiden andern Fälle sei auf Abbildungen 11 *b* und *c* sowie auf Tabelle 2 verwiesen.

Bei XI A_1 entspringen die 1. Spinalnerven knapp vor dem Implantat. Dementsprechend enthalten sie nur *Triton*-Nervenfasern und bestehen auch, wie bei *Triton*, nur aus den ventralen Wurzeln. Beim 2. und 3. Spinalnervenpaar ist nur die dorsale Wurzel gut entwickelt, die ventrale unsicher. Das 4. Spinalnervenpaar liegt schon nahe der hinteren Implantatgrenze (Abb. 11 *a* und 14 *a*). Hier sind beide Wurzeln vorhanden.

Die Rami ventrales sind in allen drei Implantatsegmenten gut entwickelt. Sie haben bei XI A_1 (und ebenso bei XII A_1) fast ausschliessliche *Bombinator*-Scheidenzellen. Die 3. Ventraläste treten in den beiden genannten Fällen beidseitig in die Vorderbeinknospen ein, die naturgemäss bei *Triton* wesentlich weiter entwickelt sind als bei gleichalten *Bombinator*-Larven.

In Abbildung 19 ist der 3. rechte Ventralast samt Ganglion für XII A_1 wiedergegeben. In Abbildung 20 ist für XI A_1 der Verlauf und die Aufspaltung des 3. Ramus ventralis in einzelne Aeste rekonstruiert.

Der Ramus ventralis des 3. Spinalganglions in der Larve XX A_1 ist sehr schwach entwickelt und kann nicht bis in die Vorderbeinknospe verfolgt werden. Es sei darauf hingewiesen dass in diesem Fall, wo das Implantat weiter vorn liegt, die Bildung einer 1. ventralen Spinalwurzel herkunftsgemäss unterblieben ist (vgl. Tab. 2).

5. *Sympathicusganglien*

Bei *Bombinator* fand GOETTE (1875, S. 489) als erste Anlagen des sympathischen Nervensystems kleine isolierte Gruppen von Ganglienzellen zu beiden Seiten der Aorta. Einen kontinuierlichen Grenzstrang fand er erst in älteren Larven.

Bei *Triton* hat RAVEN (1936 und 1937) in Larven der Stadien Gl. 43—48 die sympathischen Ganglien als lockere Zellgruppen beiderseits der Aorta festgestellt. Sie bilden nach seinen Angaben bereits Zellstränge, welche fast ununterbrochen neben der Aorta

inziehen, dabei aber in jedem Körpersegment eine Anhäufung von 6—8 Zellen aufweisen. In den Zwischenräumen besteht der Strang

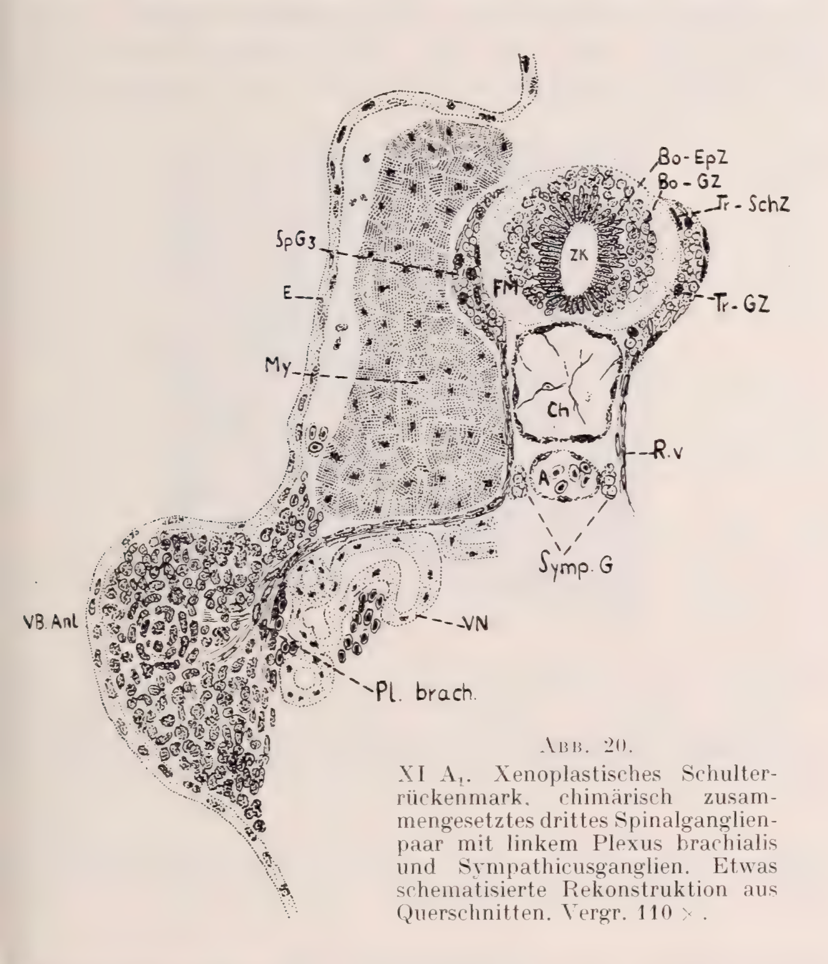


Abb. 20.

XI A_1. Xenoplastisches Schulterrückenmark, chimärisch zusammengesetztes drittes Spinalganglienpaar mit linkem Plexus brachialis und Sympathicusganglien. Etwas schematisierte Rekonstruktion aus Querschnitten. Vergr. 110 ×.

oftmals im Querschnitt nur aus einer Zelle; in vielen Schnitten lässt er sich überhaupt nicht nachweisen.

In den drei *Bombinator*-Kontrollen, die mit den untersuchten Chimaeren altersgleich sind, finden wir Ganglienzellgruppen aber noch keine durchgehenden Grenzstränge. Die Ganglien sind segmental angeorenet. Sie liegen an der Umbiegungsstelle des Ramus ventralis um die Kante des Muskelsegments zwischen Nerv und Aorta (Abb. 20). Bei den Chimaeren XI A_1 und XII A_1 bestehen sie im Bereich des Implantats aus *Bombinator*-Zellen (kleinere und blassere

Kerne, Abb. 21). In andern Fällen (XII A_4 und III A_2) sind sie aus Wirtszellen und Implantatzellen gemischt.

In welchem Grade Zellen des Neuralrohrs und der Ganglienleiste beteiligt sind, lässt sich nicht auseinanderhalten. Nach RAVEN (1937) stammen die sympathischen Ganglienzellen aus

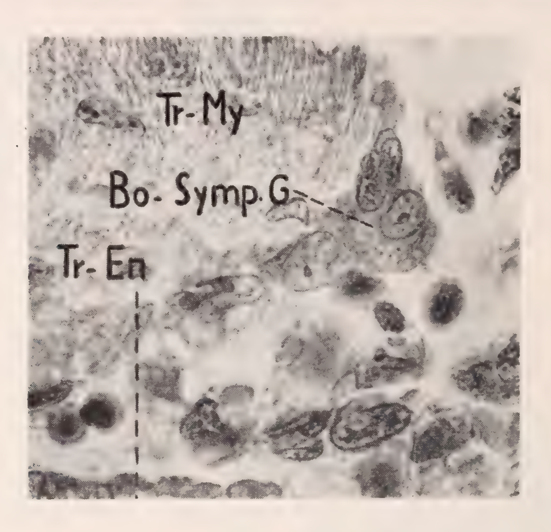


ABB. 21.

XI A_1. Sympathicusganglion des 4. Spinalsegments. Isolierte Zellgruppe: es hat sich im vorliegenden Stadium (Gl. 37) noch kein durchgehender Grenzstrang gebildet. Die durch ihre geringe Grösse und schwächere Färbbarkeit gut erkennbaren Bo-Zellen liegen in typischer Weise an der inneren ventralen Ecke des Muskelsegments. Vergr. 690 ×.

beiden Quellen. Bei XX A_1 haben sich die Anlagen des Sympathicus nur unvollständig ausgebildet.

6. *Zusammenfassung*

a) Aus den Implantaten haben sich Neuralrohre gebildet und weitgehend harmonisch in das Rückenmark, teilweise auch in den Nachhirnbereich des Wirtes eingeordnet (Abb. 11). Die xenoplastischen Bereiche weisen zum Teil Spender-, zum Teil (sekundär) Wirtsmerkmale auf. Spendergemäss sind vor allem die histologischen Charaktere, vom Wirt beeinflusst die gröbere Form. Die Implantate bilden nämlich wie bei *Triton*-Larven schon vor dem 2. Spinalnerven ein enges Rückenmarksrohr, während sich

bei *Bombinator* der Ventrikel des Nachhirns bis hinter diesen Bereich erstreckt (S. 648).

Die Implantate können erste Zeichen der Hemmung oder krankhaften Veränderung aufweisen (XI A_1 und XII A_1): Herabgesetzte Mitosenzahl, Kernpyknosen und Pigmentanhäufungen. XX A_1 ist histologisch völlig normal (S. 649).

b) Aus dem hinter dem ersten Spinalnerven gelegenen Bereich der Implantatneuralleiste sind in normaler Weise Zellen nach vorn in die Nachhirnregion des Wirtes gewandert und haben dort ganz oder teilweise und mit harmonischer Einordnung das Wurzelganglion des Vagus-Glossopharyngeus gebildet. Die Form des IX–X-Komplexes wird sekundär durch den benachbarten Raum beeinflusst (S. 652).

c) Die Spinalganglien der Implantatzone sind nur selten richtig segmental gegliedert, trotz normaler Entwicklung der Myotome. Sie bestehen ganz oder grösstenteils aus *Bombinator*-Material.

Der 1. Spinalnerv, der bei *Bombinator* fehlt, bei *Triton* aber wenigstens als ventrale Wurzel gebildet wird, fehlt spendergemäss auch in der entsprechenden *Bombinator* Implantatzone. Der 2. Spinalnerv der bei *Bombinator* nur eine ventrale Wurzel aufweist, bildet im Bereich des *Bombinator*-Implantats wirtsgemäss auch die dorsale Wurzel (Tab. 2).

d) In zwei Fällen wurden die Vorderbeinanlagen des Wirtes durch Rami ventrales der Implantatzon einerviert (S. 656, Abb. 20).

e) In der Implantatregion bestehen die Ganglien des Sympathicus aus xenoplastischen Ganglienzellen (S. 657).

f) Die *Bombinator*-Implantate sind von einer dichten Schicht von *Triton*-Mesenchymzellen umhüllt.

V. DEGENERATION DER IMPLANTATE UND AUSBREITUNG DES WIRTSNEURALROHRES IN DER DEFEKTSTRECKE

Im IV. Kapitel wurde gezeigt, dass sich in *Triton*-Larven mit *Bombinator*-Rückenmark am 9. und 10. Tag nach der Operation die ersten Anzeichen einer Degeneration der Implantate bemerkbar

machen. Die Untersuchung von 27 älteren, vom 9. bis zum 106. Tag fixierten Chimaeren ergab, dass in allen Fällen spätestens am 10. Tag die ersten Merkmale der Degeneration gefunden werden. Dabei gehen die Implantatgewebe und -organe in charakteristischer Zeitfolge zugrunde. Das fremde *Triton*-Milieu wird vom *Bombinator*-Neuralrohr weniger lang ertragen als von den *Bombinator*-Ganglien. Die Implantate der reziproken Kombination (*Triton*-Gewebe in *Bombinator*-Wirt) bleiben viel länger erhalten (ANDRES 1946, ROTH 1949, ANDRES und ROTH 1949).

Im folgenden werden die charakteristischen Erscheinungen dieser letzten Phase im Verhalten des *Bombinator*-Implantats beschrieben, zunächst die Degeneration des Xenoplantats an drei jüngeren, dann die Wiederherstellung der verlorengegangenen neuralen Gewebe durch den Wirt an drei älteren Beispielen. Hiefür wurden die klarsten Fälle ausgewählt. Doch bietet die Gesamtheit des Materials ein einheitliches Bild.

A. DEGENERATION DES XENOPLASTISCHEN RÜCKENMARKS IN 11—17 TAGE ALTEN CHIMAEREN BIS ZUM LARVENSTADIUM MIT ZWEIZEHIGEN VORDERBEINEN

Drei Beispiele: Prot. XII A_4, Gl. 39, 11 Tage nach Operation; III A_2, Gl. 41, 17 Tage; XI A_3, Gl. 41, 15 Tage nach Operation.

Alle drei Chimaeren sind äusserlich normal und gute Schwimmer. Sie reagieren bei Berührung sowohl des Kopfes wie der Schwanzspitze mit sofortigem Davonschwimmen. Es werden also nervöse Reize vom Kopf durch die Transplantatstrecke in die hintere Rumpf- und die Schwanzregion übermittelt. Die beiden Larven XII A_4 und III A_2 wurden zu Querschnittserien verwendet, XI A_3 längs horizontal geschnitten.

Histologische Untersuchung.

In den Abbildungen 22 *a* und *b* sind für die beiden Querschnittserien halbschematische Uebersichtsbilder wiedergegeben. Sie stellen Horizontalschnitte dar, die bei III A_2 den ganzen Rumpf bis zum After, bei XII A_4 nur etwa $^3/_4$ des Rumpfes umfassen. Die Längendimensionen entsprechen den wirklichen Verhältnissen; die Querdimensionen sind in den Massen richtig, jedoch verein-

facht wiedergegeben, ebenso die Spinalganglien, die in Wirklichkeit in der Implantatstrecke recht unregelmässig sind.

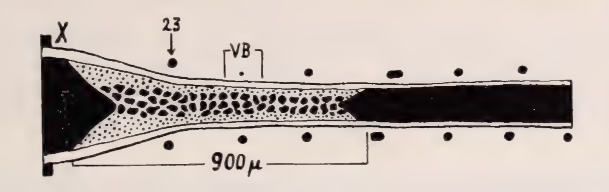


Abb. 22 *a*.

Halbschematische Rekonstruktion des Rückenmarks und der Spinalganglien von XII A_4 (Gl. 39) in horizontaler Ansicht. Die Rekonstruktion beginnt in der Zone der letzten Vaguswurzel (X) und reicht bis in den Hinterrumpf. Schwarz = Ganglienzellbereiche des Wirtsrückenmarks *(Triton)*. Helle Seitenränder = Faserbereiche, Gleichmässige feinere Punkte (peripher) = normal aussehende *Bombinator*-Ganglienzellkerne. Unregelmässige grössere Flecke (achsial) = degenerierendes, zum Teil phagozytiertes *Bombinator*-Material. Schwarze Kreise zu beiden Seiten des Rückenmarks = Spinalganglien. VB = Ansatzfläche der Vorderbeine. Vergr. 86 fach.Original Baltzer.

Vordere und hintere Grenze des Implantats sind im Neuralrohr an den kleineren blasseren Kernen direkt abzulesen.

Das fremde Neuralrohr umfasst in beiden Fällen 3-4 Segmente. Ueber die absoluten Masse orientieren die Schemata. Die Segment-

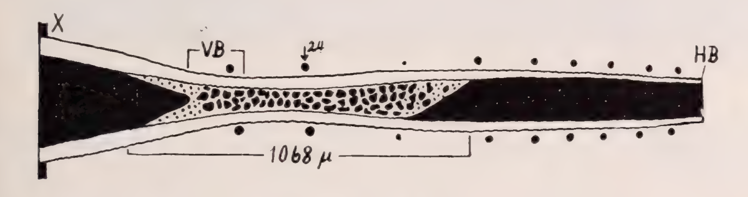


Abb. 22 *b*.

Entsprechende Rekonstruktion von III A_2. Die gesund aussehenden Ganglienzellkerne des Implantats (gleichmässige feine Punkte) sind reichlicher in der vorderen, spärlich in der hinteren Übergangszone. HB = Hinterbeinanlage. Vergr. 86 fach. Original Baltzer.

zahl der xenoplastischen Neuralrohrstrecke ist bei III A_2 und XII A_4 ziemlich deutlich an der Zahl der erhaltenen *Bombinator*-Ganglien abzulesen. Da die Spinalganglien jedoch nicht immer regelmässig ausgebildet werden, ist die Bestimmung der Segmentzahl in Wirklichkeit schwieriger als aus den schematischen Abbildungen ersehen werden kann. In XI A_3 (Längsschnittserie) reicht die xenoplastische Strecke nur über 2—3 Segmente, wie anhand der

benachbarten Myotome leicht festgestellt werden kann (vgl. Abb. 25; das Bild gibt die hintere Hälfte der Implantatstrecke wieder).

Die hintere Grenze des Implantats liegt in allen Fällen ziemlich weit hinter dem Ansatz der Vorderbeine, deren Nervenversorgung darnach vom Transplantat aus geschehen muss, wenn sie zustande kommt.

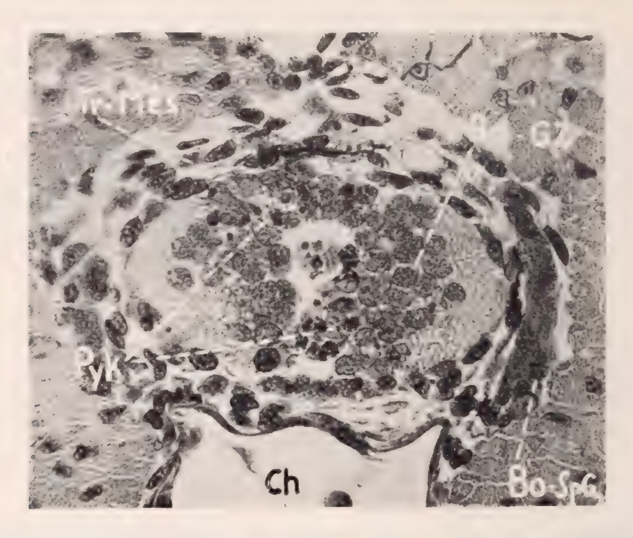


Abb. 23.

XII A_1. 11 Tage nach der Operation. Querschnitt durch degenerierendes Bo-Neuralrohr (Bereich des 2. Spinalganglions; das 1. SpG fehlt bei *Bombinator*. Vergl. Abb. 4 *a*). Ependymzellen vollständig zerfallen; zahlreiche Ganglienzellen sehen noch gesund aus. Faserbereiche und Bo-Spinalganglien (im Schnitt nur das rechte getroffen) gut erhalten. Vergr. 288 ×.

Das xenoplastische Rückenmark ist in allen Fällen in den Grenzzonen nahe den Neuralrohranteilen des Wirtes noch normaler als im mittleren Abschnitt des Transplantates. In diesem Teil sind nur mehr zwei normale seitliche Faserstränge vorhanden, die nach vorn in entsprechende seitliche Faserbereiche der Grenzzone und des Nachhirns, nach hinten aber in diejenigen des Rückenmarks des Wirtes übergehen. Das übrige Gewebe ist in Degeneration. Jeweilen sind die ausdifferenzierten Ganglienzellen noch besser erhalten als das Ependym, das zuerst der Degeneration verfällt.

In Ergänzung der Uebersichten sind eine Anzahl Querschnittsbilder und Einzeltatsachen hinzugefügt. Die Lage der Schnitte ist aus Abbildung 22 zu ersehen.

XII A_4, Gl. 39:

Abbildung 23 gibt einen Rückenmarkquerschnitt in der vorderen Zone starker Degeneration (Bereich des 2. Spinalganglions).

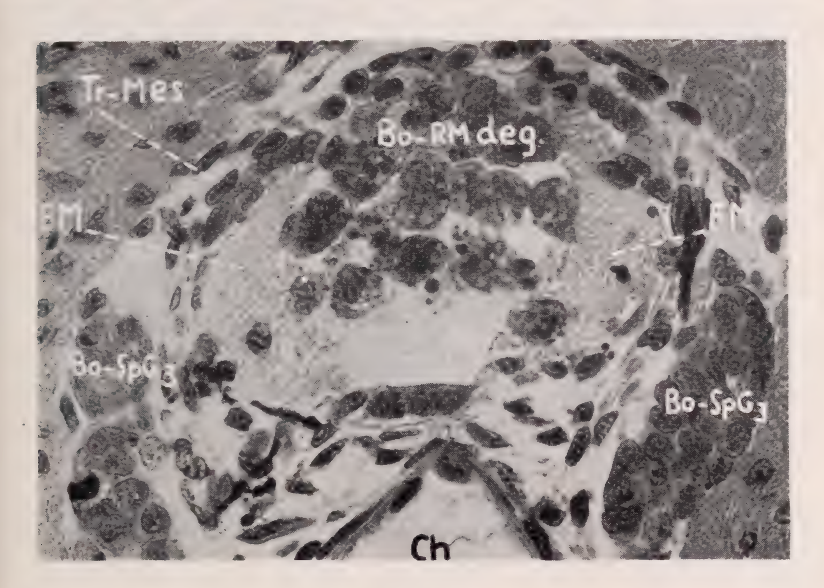


Abb. 24.

III A_2. 17 Tage nach der Operation. Querschnitt durch degenerierendes Bo-Neuralrohr (Bereich des dritten Spinalganglions). Ependym- und Ganglienzellen des Rohrs vollständig zerfallen. Fasermasse und Bo-Spinalganglien gut erhalten. Vergr. 362 ×.

Das *Bombinator*-Ependym ist verschwunden. Die Ganglienzellen selbst sind zum Teil noch erhalten und haben noch gesund aussehende Kerne.

Von den Ganglienzellen nach innen liegen zahlreiche pyknotische Kerne. Der Rückenmarkskanal ist teilweise mit Granulozyten angefüllt. Dagegen sind die seitlichen Faserbereiche gut erhalten. Die gleiche Abbildung zeigt ein noch gut erhaltenes Spinalganglion der rechten Seite. Das linke entsprechende Ganglion liegt in den folgenden Schnitten. Im ganzen sind bei XII A_4 (Abb. 22 *a*) in der Implantatstrecke drei Spinalganglienpaare festzustellen.

Die Wurzelganglien des Vagus-Glossopharyngeus-Komplexes sind beidseitig chimaerisch zusammengesetzt. Ihr *Bombinator*-Anteil weist noch keine Degeneration auf.

III A_2, Gl. 41:

Das xenoplastische Neuralrohr erstreckt sich hier über die Hälfte der Rumpflänge. Die Zerfallerscheinungen sind dieselben wie bei XII A_4. In den Uebergangszonen sind die *Bombinator*-Ganglienzellen noch einigermassen erhalten, jedoch mit reichlichen Kernpyknosen und verklumptem Pigment durchsetzt. Ein geordnetes normales Ependym fehlt. Eine lange mittlere Zone des Implantats, in die der Querschnitt (Abb. 24) fällt, enthält nur mehr degeneriertes, der Phagocytose verfallendes Zellmaterial. Dagegen sind auch hier die zwei seitlichen, im Querschnitt halbmondförmigen, Faserstränge gut erhalten. Sie gehen wie in XII A_4 nach vorn in die Faserbereiche der vorderen Uebergangszone und in diejenigen des Nachhirns über, nach hinten in die Faserbereiche des normalen Rückenmarks des Wirtes. Ueber den feineren Bau der Stränge lässt sich nichts aussagen, da keine spezifische Faserfärbung angewendet wurde.

Auch bei diesem Implantat sind die xenoplastischen Spinalganglien noch besser erhalten als das Rückenmark selbst (Abb. 24). In der Implantatstrecke liegen drei Paare.

XI A_3, Gl. 41, Längsschnittserie:

In dieser Chimaere ist die Implantatstrecke auf höchstens drei Segmente beschränkt. Sie beginnt etwas hinter dem Nachhirnende. Abbildung 25 gibt die hintere Implantathälfte wieder. Die Degenerationszone ist im ganzen doppelt so lang wie der im Bild gezeigte Teil. Die Ganglienzellen des mittleren Bereichs sind vollkommen degeneriert. Wiederum sind die zwei symmetrischen Faserstränge stehen geblieben. Der Zwischenraum ist von Phagozyten erfüllt, die die Trümmer der degenerierten Ganglienzellen aufgenommen haben. Die Faserstränge gehen nach hinten (Abb. 25 links) in die seitlichen Fasermassen des Wirtsrückenmarks über. Nach vorn schliessen sie wie in den andern Fällen an die seitlichen Faserbereiche des Nachhirns an. Ob der in Abbildung 25 links gelegene schmale Bereich von Ganglienzellen schon Regenerationsgewebe ist

(vgl. S. 667) lässt sich nicht sagen. Dass er zum Wirt gehört, beweisen Grösse und Färbung der Kerne. Spinalganglien sind nicht zu finden.

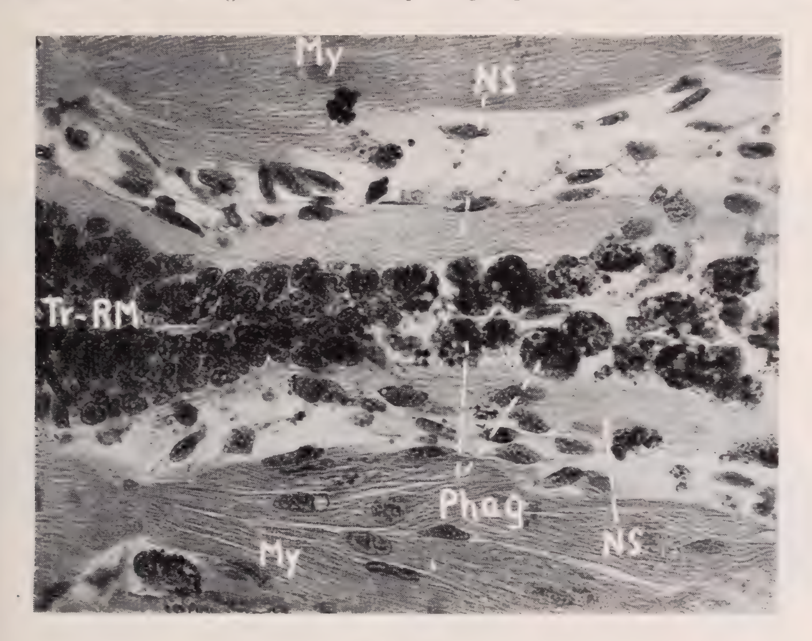


ABB. 25.

XI A_3. Horizontaler Längsschnitt durch die hintere Implantathälfte. 15 Tage nach der Operation. Bo-Ganglien- und Ependymzellen sind vollständig degeneriert, und die Zelltrümmer sind von Phagozyten aufgenommen worden. Zu beiden Seiten des Zerfallsbereiches ist ein Faserstrang stehen geblieben. Die Abb. zeigt nur die hintere Hälfte der beiden Faserstränge. Vergr. 270 ×.

B. Vollständiger Abbau der zerfallenen Implantate. Ausbreitung des Neuralgewebes des Wirtes in die Implantatstrecke bei Larven mit vierzehigen Vorderbeinen (Gl. 44 u. 45.)

Für diese zweite Phase wurden zwei *Triton*-Chimaeren mit *Bombinator*-Implantat genauer untersucht:

Prot. VI A_2, fixiert 21 Tage nach Operation, Gl. 44; Prot. V A_1, 26 Tage, Gl. 45.

1. *Lebendbeobachtung*

Die lebenden Tiere schwimmen normal. Die Vorderbeine entwickeln vier Zehen, bleiben aber dünn und werden bewegungslos nach hinten gestreckt. In den *Triton*-Kontrollen werden die Beine

in Stadium Gl. 44/45 als Stützen gebraucht und nach vorn gestellt. Im folgenden sei für V A_1 das genauere Protokoll wiedergegeben.

V A_1:

Operation 15.5.45. Austausch der Schulterneuralplatte mit Wülsten. Bei beiden Keimen bleibt die mesodermale Unterlagerung unbeschädigt.



Abb. 26.

V A_1. 22 Tage nach der Operation. Die Beine sind zu dünn geblieben und werden bewegungslos nach hinten gestreckt. Der Kopf ist in ventraler Richtung abgebogen. Die Implantatregion ist mit Bo-Melanophoren besiedelt.

23.5. Implantat beginnt zwischen Kiemen und Vorderbeinknospen. Es hat sich ein hoher *Bombinator*-Flossensaum gebildet. Hintere Kopfhälfte und vordere Rumpfhälfte sind mit *Bombinator*-Melanophoren besiedelt. Der Körper ist hinter dem Implantat schwach in ventraler Richtung abgebogen. Die Larve schwimmt zittrig und weniger weit als das Kontrolltier.

28.5 Larve jetzt gerade gestreckt; schwimmt so gut wie Kontrolltier.

6.6 Gl. 44. Schwimmt nicht mehr gut, macht bei Berührung nur zwei bis drei Schwanzausschläge. Diese erfolgen nach Berührung an Kopf und an Schwanzspitze gleich intensiv. Die Vorderbeine haben drei Zehen, werden aber nie bewegt, auch nicht wie beim Kontrolltier nach vorn aufgestützt, sondern parallel zum Körper nach hinten gestreckt (Abb. 26). Der Kopf ist in ventraler Richtung abgebogen. Die Larve hat Daphnien gefressen.

10.6. Frisst weniger als das Kontrolltier und bleibt im Wachstum ıinter diesem zurück. Die Vorderbeine werden nie bewegt. Bei Berührung les Kopfes oder der Schwanzspitze schwimmt das Tier mit einigen uckartigen Schwanzausschlägen über kurze Strecken. In Bouin fixiert Gl. 45, 26 Tage nach der Operation).

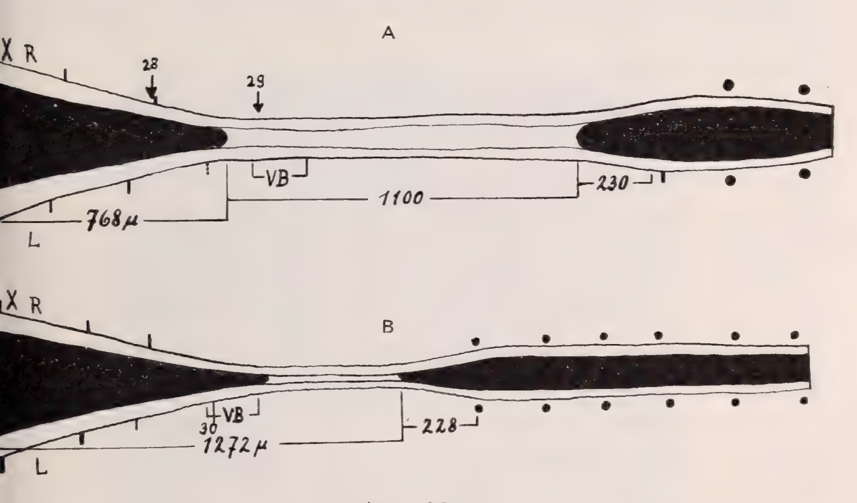


Abb. 27.

ı) Halbschematische Rekonstruktion des Rückenmarks, der Spinalganglien und der ventralen Wurzeln in horizontaler Ansicht von VI A_2 (Gl. 44). Schwarz = Ganglienbereiche des Wirtsrückenmarks. Helle Seitenränder = Faserbereiche. Quer abstehende Kurze Aeste (im Vorderbereich) = neu gebildete ventrale Wurzeln. Schwarze Kreise zu beiden Seiten des Rückenmarks = Spinalganglien. Die Rekonstruktion beginnt wie bei Abb. 22 in der Zone der hintersten Vaguswurzel (X). R = rechts, L = links. VB = Ansatzfläche der Vorderbeine. Vergr. 86 fach. Original Baltzer.

) Entsprechende Rekonstruktion für V A_1 (Gl. 45). Vergr. 86 fach. Original Baltzer.

2. *Histologische Untersuchung*

Wie in den jüngeren Chimaeren haben wir das Verhalten des Rückenmarks, der Spinalganglien und soweit möglich der dorsalen ınd ventralen Wurzeln zu betrachten.

Das *Bombinator*-Neuralrohr ist in beiden Keimen gänzlich verchwunden und durch Phagozyten abtransportiert worden. In der)egenerationslücke finden wir die schon in Kapitel V A bei 11 bis 7 Tage alten Chimaeren beschriebenen längs verlaufenden Nervenfaserstränge. Ausserdem breitet sich das Neuralrohr des Virtes von vorn und hinten her in den Grenzzonen aus. Wie zwei

noch ältere Tiere, die im nächsten Abschnitt besprochen werden (S. 673) zeigen, kann die Degenerationsstrecke vom Neuralgewebe des Wirtes vollständig ausgefüllt werden.

In Abbildung 27 sind zwei aus den Querschnittserien (VI A_2 und V A_1) rekonstruierte Längsansichten wiedergegeben. Es handelt sich wieder, wie bei Abbildung 22, um schematisierte horizontale Längsschnitte.

In beiden dargestellten Fällen hat der Implantatbereich dicht hinter dem Nachhirn begonnen. Damit stimmen auch die Operationsprotokolle überein. Die Implantatzone ist bei VI A_2 ca. 2000 μ lang und umfasst etwas mehr als die vordere Hälfte des ganzen Rumpfes, in V A_1 dagegen nur etwa 1000 μ. Die Zahl der auf die Implantatstrecke fallenden Segmente ist nicht genau bestimmbar, da es sich um Querschnittserien handelt. Die gesamte Implantatstrecke lässt sich in drei Zonen unterteilen, für deren Länge auf Abbildung 27 verwiesen sei.

Eine vordere Uebergangszone beginnt mit normalem Querschnitt an der hinteren Grenze des Nachhirns und läuft dann, sich auf etwa ¼ verjüngend, gegen die Strangzone in der Mitte aus.

An diese vordere Zone schliesst die mittlere Zone an, die nur die beiden Längsfaserstränge enthält. Diese gehen hier wie bei den jüngeren Tieren kontinuierlich in die seitlichen Fasermassen der vorderen und hinteren Uebergangszonen und damit nach vorn in das Nachhirn, nach hinten in das Rückenmark des Wirts über. Die Strangzone ist, soweit man die wenigen Zahlen vergleichen kann, nicht kürzer als bei den jüngeren Tieren.

Auf die Strangzone folgt nach hinten wiederum eine Uebergangszone mit *Triton*-Neuralgewebe. Dieses beginnt vorn mit sehr kleinem Querschnitt noch ohne Rohrstruktur und nimmt dann bis zur normalen Rückenmarksstärke (mit Zentralkanal) zu. Es geht nach hinten in das Rückenmark des Wirtsrumpfes über. Wie die in Abbildung 27 gegebenen Masse zeigen, haben sich die beiden Uebergangszonen gegenüber denjenigen der jüngeren Tiere (Abb. 22) erheblich verlängert. Dass es sich bei ihnen nicht um gewöhnliche Wirtsneuralrohr handelt, wird durch vier Tatsachen bewiesen. Sie nehmen gegen die mittlere Implantatzone sehr rasch an Durchmesser ab und verlieren den Rohrcharakter. Ferner fehlen ihnen di typischen Spinalganglien. Endlich zeigt die Anordnung des Neural gewebes selbst in den Grenzzonen Unregelmässigkeiten, z. B. eine

weiten Neuralkanal. Zu diesen histologischen Befunden am fixier-
en Tier kommt die Tatsache, dass diese Bereiche bei der Operation
die xenoplastische Strecke hineingehörten.

Eine weitere Untersuchung muss entscheiden, ob es sich bei
iesen neugebildeten Rückenmark-Strecken um wirkliche Regene-

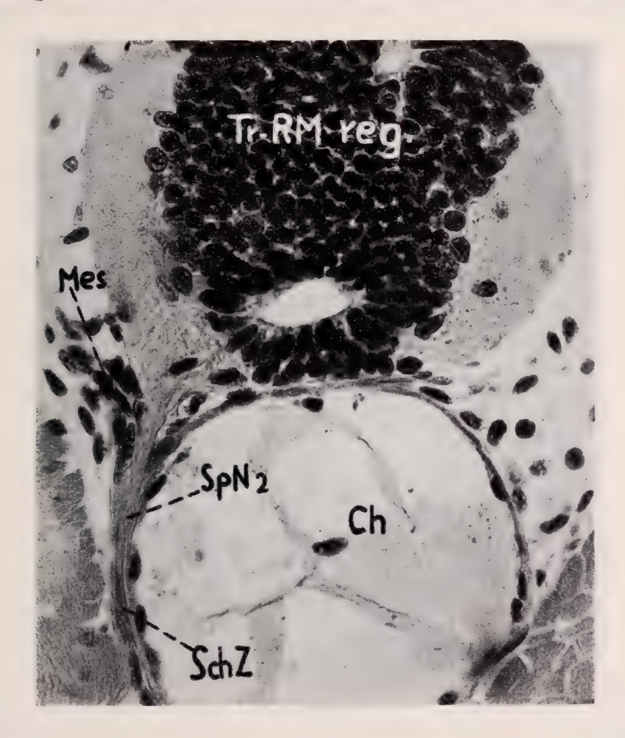


ABB. 28.

I A_2. Querschnitt durch den vorderen Implantatbereich. Seine Lage ist in Abb. 27 durch den ersten Pfeil angegeben. Die Anordnung der Gewebe im Tr-Neuralrohr ist hier anormal. Links der neu gebildete 2. Spinalnerv. Vergr. 234 ×.

ation, d. h. um Neubildung handelt, oder um Regulation, um
mordnung des schon vorher vorhandenen Neuralmaterials. Das
teste 3½ Monate alte Tier (S. 673) wird zeigen, dass nach der
egeneration wirklich ein vollständiges Rückenmark wieder her-
stellt werden kann.

Ausser den Neuralrohren sind in Abbildung 27 — wieder in
hematischer Darstellung — die Spinalganglien und -wurzeln
rücksichtigt. Die xenoplastischen Ganglien und ihre dorsalen

Wurzeln sind degeneriert und werden n i c h t w i e d e r ge
b i l d e t . Die ventralen Wurzeln degenerieren ebenfalls, könne
aber vom einwandernden Neuralrohr des Wirtes aus wieder ne
entwickelt werden. Dass die Spinalganglien nicht wieder herg
stellt werden, stimmt mit den Beobachtungen von YNTEM

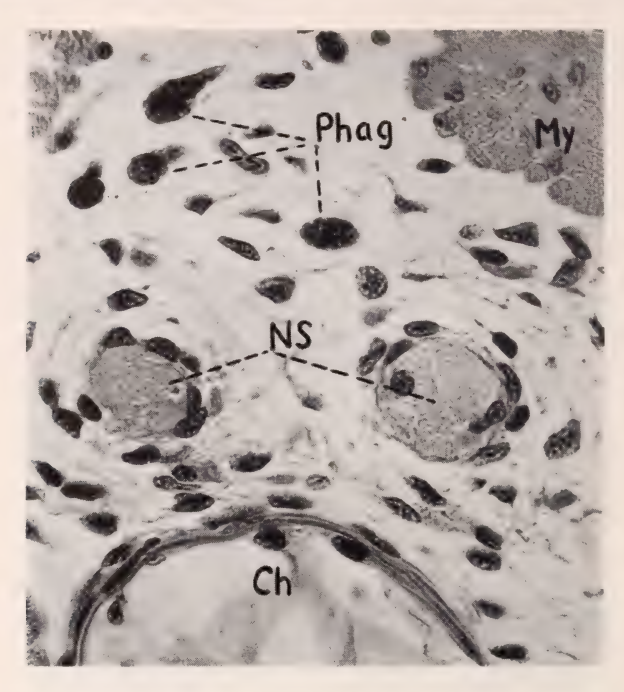


ABB. 29.

VI A_2. Querschnitt durch die Strangzone (in Abb. 27 durch den zweiten Pf
angegeben). Die beiden Nervenstränge haben sich abgerundet. Es si
nur noch vereinzelte mit Zelltrümmern beladene Phagozyten zu sehe
Vergr. 350 ×.

(1943) überein. Da sie dauernd verloren gehen, kann man an dere
Fehlen auch am herangewachsenen fixierten Tiere die ursprün
lichen Grenzen des Implantats ablesen.

Die beschriebenen Verhältnisse sind in den Abbildungen 28—
genauer belegt.

VI A_2:

In den Abbildungen 28 und 29 sind zwei Querschnitte durch d
Implantatzone wiedergegeben. Die Lage der Schnitte ist in A
bildung 27 eingetragen.

Der Querschnitt der Abbildung 28 liegt in der vorderen Uebergangszone. Dass es sich hier um reguliertes Rückenmark handelt, wird durch die Unregelmässigkeit in der Anordnung der Gewebe bewiesen: Es sind zwei Neuralkanäle vorhanden, von denen der untere nach vorn in den normalen Neuralkanal des Wirtes übergeht, während der andere eine Neubildung ist. Ausserdem liegt

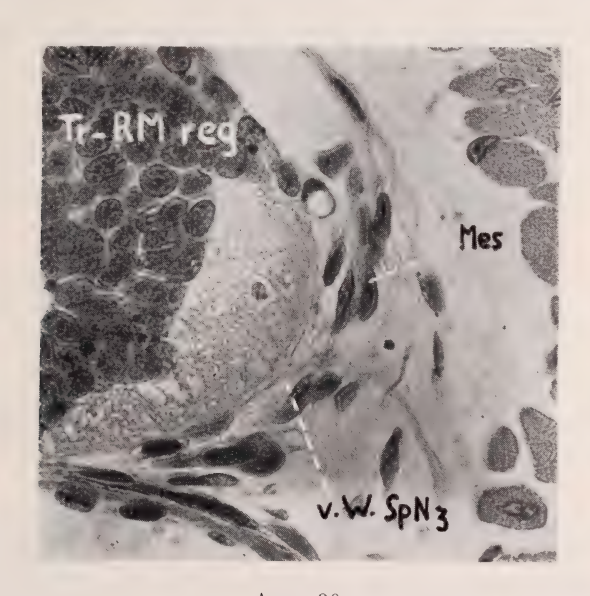


Abb. 30.

V A_1. Querschnitt durch den vorderen Implantatbereich. Das Tr-Rückenmark hat sich in die Defektzone ausgebreitet. Im abgebildeten Schnitt liegt auch die dünne neu gebildete ventrale Wurzel des dritten Spinalnerven. Vergr. 345 ×.

dieser Querschnitt in der Zone mit neugebildeten ventralen Wurzeln, zu denen jedoch die Spinalganglien fehlen. Wie Abbildung 28 zeigt, lagern sich den neu entstandenen ventralen Wurzeln Scheidenzellen an. Sie sind möglicherweise aus umliegenden Mesenchymzellen hervorgegangen.

In Abbildung 29 ist ein Querschnitt durch die Strangzone der gleichen Chimaere wiedergegeben. Die Nervenstränge haben sich abgerundet und sind im Querschnitt kleiner als weiter vorn. Das Gangliengewebe selbst und die Hauptmasse der Phagocyten sind verschwunden.

$V\ A_1$:

Die Phagocyten, die wie bei VI A² die neurale Degenerationszone schon wieder verlassen haben, finden sich jetzt in grosser Zahl in der Leber aufgespeichert.

In Abbildung 30 ist ein Querschnitt durch die Zone des 3. Nerven wiedergegeben. Die Ganglien und die dorsalen Wurzeln fehlen. Eine dünne und nicht ganz normal gelagerte ventrale Wurzel ist vorhanden. Es wurde schon oben hervorgehoben, dass diese Wurzeln Neubildungen vom regulierten Neuralrohr aus sein müssen. Der hintere Abschnitt des Rückenmarks, das dem Wirt angehört, hat, wie zu erwarten ist, und wie Abbildung 27 zeigt, regelmässige segmentale Spinalganglien, dazu dorsale und ventrale Wurzeln.

C. Wiederherstellung des Rückenmarks in der ganzen Implantatstrecke in alten und metamorphosierenden Larven

Beispiel: Prot. XII A_3, 3½ Monate nach der Operation. In Metamorphose.

1. *Lebendbeobachtung*

Operation 30.5.45. Bei beiden Neurulen Neuralplatte mit Wülsten ohne Beschädigung der mesodermalen Unterlagerung herausgehoben. Transplantate zwischen *Triton* und *Bombinator* ausgetauscht.

12.6. Gl. 41. Implantat beginnt am Ende des Nachhirns und erstreckt sich bis zwei Segmente hinter die Vorderbeinanlagen. Larve gerade gestreckt. Schwimmt so gut wie Kontrolltier; geringste Berührung von Kopf oder Schwanzspitze genügt, um Larve zum Schwimmen zu bringen. Die Vorderbeine werden nicht bewegt.

19.6. Gl. 44. Schwimmt und reagiert auf Berührung des Kopfes und der Schwanzspitze immer noch gleich gut. Die Vorderbeine werden nie bewegt.

27.6. Hinterbeine werden normal bewegt und nach vorn gestellt.

29.6. Das Bo-Melanophorenmuster ist in Degeneration begriffen.

16.7. Bewegungen der Hinterbeine und des Schwanzes erfolgen koordiniert mit Bewegungen des Kopfes und des Vorderrumpfes. Die Vorderbeine sind etwas dicker geworden, besonders das linke, welches auch stärker pigmentiert ist als das rechte. Es wird beim Schwimmen wie bei Kontrollarven, aber mit schwächeren Bewegungen, an die Flanke angelegt und nachher wieder nach vorn



Abb. 31.

XII A_3. 106 Tage nach der Operation (Gl. 54). Vorderbeine viel dünner als bei gleichaltrigen normalen Tieren (das linke ist etwas dicker als das rechte). Hinterbeine normal ausgebildet.

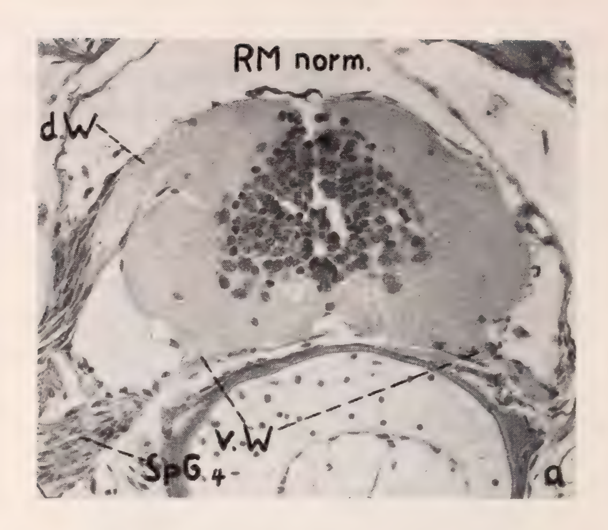
gestellt. Das rechte Vorderbein wird nicht bewegt. *Bombinator*-pigment vollständig verschwunden.

13.9. Larve befindet sich in Metamorphose, Kiemen schon stark reduziert. Vorderbeine immer noch viel dünner als bei Kontrolltieren. In Bouin fixiert (Gl. 54, Abb. 31).

2. *Histologischer Befund*

Rückenmark.

Das Neuralrohr im Vorderrumpf, wo die Implantationszone lag, ist nahezu normal und besteht aus Wirtsgewebe. Sein Querschnitt ist auf der ganzen Strecke um etwa $^1/_3$ kleiner als in der Kontrolle. Es besitzt einen typischen Neuralkanal mit regelmässigem Ependym. Die Ganglienzellen bilden wie in der Kontrolle einen zentralen, jedoch um $^1/_3$ kernärmeren Bereich. Auch die Faserbezirke sind entsprechend schmaler. Zur Illustration diene Abbildung 32, in der zwei Querschnitte wiedergegeben sind. Abbildung 32 *a* gehört zum gleichaltrigen Kontrollkeim, *b* zur Chimaere.



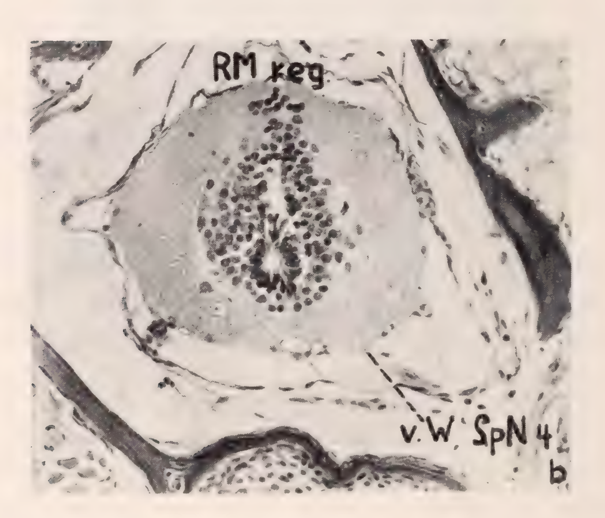


Abb. 32.

Querschnitte durch den Bereich des vierten Spinalganglions. *a*) Kontrolltier. Vergr. 115 ×. *b*) XII A_3. Rohrquerschnitt um etwa 1/3 kleiner und kernärmer als beim Kontrolltier. Im Schnitt liegt auch die dünne ventrale Wurzel des neu gebildeten linken vierten Spinalnerven (in Abb. rechts). Vergr. 107 ×.

Spinalwurzeln und Ganglien.

In der ganzen ehemaligen Implantatstrecke sind nur kleine unregelmässige Anteile von Spinalganglien vorhanden. Ihr Dasein darf wohl darauf zurückgeführt werden, dass bei der Operation in

der Implantatzone nicht alles Neuralleistenmaterial des Wirtes entfernt worden war. Die dorsalen Wurzeln sind entsprechend gering ausgebildet. Sie haben unregelmässigen Verlauf. Der Gegensatz zu den starken und regelmässig segmentalen Wurzeln und den grossen Spinalganglien in der Kontrolle (Abb. 32 *a*) und im hintern Wirtsbereich der Chimaere selbst ist ausserordentlich gross.

Die ventralen Wurzeln sind etwas besser entwickelt. Die meisten sind nur kurz. Nur die 4. und 5. Wurzel der linken Seite machen eine Ausnahme. Die 4. Wurzel, deren Ursprung in Abbildung 32 *b* zu sehen ist, versorgt das linke Vorderbein.

3. *Zusammenfassung und Diskussion von Kapitel V*

Histologische Verhältnisse.

In den Abbildungen 22 und 27 wurde das Verhalten der xenoplastischen Neuralsysteme während der Degenerations- und der Wiederherstellungsphase zusammengestellt. Abbildung 22 umfasste die jüngeren Stadien (Gl. 39 bis 41), in denen die Degeneration das Wesentliche ist. Sie ist im mittleren Implantatbereich schon weit vorgeschritten; das Neuralgewebe ist hier schon im Zerfall. Die ganze Strecke ist voll von Phagozyten, die das degenerierte Zellmaterial aufnehmen. Jedoch bleiben zwei symmetrische Längsfaserstränge erhalten, die sich nach vorn in den Hirnbereich, nach hinten in das Rückenmark des Wirtes fortsetzen. In einer vorderen und hinteren Grenzzone ist noch *Bombinator*-Gewebe erhalten, z. T. im ganzen Rohrquerschnitt, z. T. nur in einzelnen Bereichen. Auch die xenoplastischen Spinalganglien sind noch da.

Abbildung 27 zeigte bei etwas älteren Larven (Gl. 44, 45) die beginnende Ausbreitung des neuralen Wirtsgewebes in die Implantationsstrecke. Auch hier sind die durchlaufenden Längsfaserstränge erhalten. Das degenerierte Material ist abtransportiert. Die *Bombinator*-Spinalganglien sind degeneriert.

Das älteste Tier, das sich in Metamorphose befindet, zeigt in der Implantatstrecke ein wiederhergestelltes, wenn auch noch etwas unternormales Neuralrohr. Die Spinalganglien fehlen [1]. Von den ventralen Spinalwurzeln ist vor allem die linke vierte vorhanden. Sie versorgt das linke Vorderbein.

[1] Ein jüngeres, 35 Tage nach der Operation fixiertes Tier zeigt eine ähnliche Widerherstellung des Neuralrohrs in der Implantatstrecke.

Nach dem Gesagten kann die durch xenoplastische Degeneration verloren gegangene Neuralrohrstrecke ersetzt werden. Eine genauere Analyse wird feststellen müssen, wie dieser ungewöhnliche Vorgang, bei dem keine Verletzung den Anstoss zur Regeneration gibt, im Einzelnen verläuft. Er zeigt einige interessante Uebereinstimmungen mit den Beobachtungen über Neuralrohrersatz nach Hooker (1915, 1925). Der genannte Autor unterbrach das Rückenmark von Froschembryonen oder -larven in der Schultergegend durch einen tiefen, das Rückenmark vollständig durchtrennenden Schnitt. Die entstandene Lücke wird zuerst durch Nervenfasern überbrückt. Es entsteht ein umfangreiches „bundle of Neuraxes" (Hooker 1925, S. 343) und es kommt zur Wiederherstellung der zwei motorischen, später auch der sensorischen Faserstränge (Hooker 1915, Fig. 4). Ausserdem schiebt sich in dieser Brücke das Ependymmaterial von den beiden Stümpfen des durchschnittenen Rückenmarks vor und bildet ein neues Ependymrohr. Ferner wandern indifferente Zellen des ursprünglichen Neuralrohres ein. Alle diese Vorgänge führen zur Wiederherstellung eines intakten Neuralrohrs.

Im Fall der Chimaeren findet die Zerstörung des xenoplastischen Neuralrohrs, die wir mit der Durchschneidung in den Hookerschen Versuchen vergleichen müssen, nicht im jungen Embryo, sondern erst im mittleren Larvenstadium statt. Auch sind die Faserstränge schon vorhanden, die bei Hooker erst wieder gebildet werden müssen. Im übrigen aber scheint sich die Wiederherstellung ähnlich zu vollziehen. Es kommt auch hier zu einer Neubildung des Ependymrohrs von den Stümpfen aus und zur Einwanderung von Neuralzellen in die leere Strecke.

Bewegungsfähigkeit der Chimaeren während und nach der Degenerationsphase der xenoplastischen Neuralgewebe.

Die Lebendbeobachtung hatte bei den Larven der Gruppe V charakteristische Bewegungsdefekte gezeigt. Alle Tiere sind gute Schwimmer und reagieren bei Berührung des Kopfes oder der Schwanzspitze mit sofortigem Davonschwimmen. Die Vorderbeine waren jedoch in den Stadien, in denen sie zur Funktion kommen sollten, gelähmt. Mit diesem Verhalten ist der histologische Befund zu vergleichen. Schon bei den jüngeren Tieren (Gl. 39 bis 41) war die xenoplastische Rückenmarkstrecke in hohem Grade degene-

riert. Ein vom Hirn zum hintern Rumpf und Schwanz durchgehendes Neuralrohr war nicht mehr vorhanden. Dies trifft erst recht auch für die älteren Tiere zu (Gl. 44 und 45). Im Gegensatz zu dieser Zerstörung blieben jedoch regelmässig zwei durchgehende neurale Faserstränge intakt. Sie verbinden durch die Implantatzone hindurch die Faserbereiche des Hirns mit denjenigen des Rückenmarks im hintern Rumpf- und Schwanzbereich, die beide dem Wirt zugehören.

Im Rückenmark der normalen Amphibienlarven bestehen direkte Faserstränge, die von den Zentren des Mittel- und Nachhirns bis in die hintern Rückenmarksbereiche der Schwanzregion reichen. Es handelt sich vor allem um den Fasciculus posterius tegmenti medialis, der aus dem Nucleus posterius tegmenti mit den Mauthnerschen Zellen und den nuclei vestibulares stammt (Hertwig 1906, S. 443; Kuhlenbeck 1927; Kappers 1936; Stefanelli 1947). Bei den Chimaeren gehört das Hirn dem Wirt an. Falls in ihnen diese Längsstränge gebildet werden, bestehen sie aus Wirtsfasern. Sie müssen dann die xenoplastische Neuralrohrstrecke, die sich in den jüngern Larven normal ausgebildet hat und dicht hinter dem Nachhirn beginnt, durchwachsen. Dass dieses Durchwachsen wirklich zustande kommt, beweist die Reizempfindlichkeit der jüngern Larven mit intaktem xenoplastischem Rückenmark. Sie reagieren mit Schwimmbewegungen der hintern Körperregion, wenn sie am Kopf durch Berührung gereizt werden.

Auch die älteren Chimaeren, bei denen das xenoplastische Material degeneriert, antworten durch Wegschwimmen auf tastliche Reizung des Kopfes. Danach ist zu erwarten, dass auch sie diese Längsstränge besitzen. Diese Erwartung wird durch die histologischen Tatsachen bestätigt. Wahrscheinlich dienen die Längsstränge nach den oben genannten Autoren in erster Linie den motorischen vom Kopf zum Schwanz verlaufenden Reizen, in geringerem Mass den von hinten nach vorn aufsteigenden sensorischen. Genauere Prüfungen auf Tastreize in dieser Richtung wurden noch nicht vorgenommen.

Im Gegensatz zur normalen Schwimmfähigkeit durch Ausschläge der Rumpf- und Schwanzregion zeigt sich von den Stadien Gl. 41 an eine Lähmung der Vorderbeine. Auch sie wird durch den histologischen Befund erklärt: Die motorische Nervenversorgung der Vorderbeine geschieht durch die ventralen Wurzeln und Spinal-

nerven des Schulterrückenmarks. Da gerade diese Strecke des Neuralrohrs xenoplastisch ist, gehen hier die motorischen ventralen Wurzeln und die anschliessenden Nerven zugrunde. Dementsprechend bleiben die Gliedmassen gelähmt. Auch das metamorphosierende Tier hatte zuerst eine Phase mit gelähmten Vorderbeinen durchlaufen. Später aber begann das linke Vorderbein mit aktiven Bewegungen, das rechte blieb lahm. Die Hinterbeine zeigten von Anfang an, sobald sie weit genug entwickelt waren, normale koordinierte Beweglichkeit. Alle diese Beobachtungen finden durch den histologischen Befund dieses Falles ihre Erklärung. Das Schulterneuralrohr wurde wieder hergestellt. Neue motorische Spinalnerven sind in Bildung und der linke vierte Spinalnerv hat das Vorderbein erreicht. Das rechte Vorderbein hat noch keine Nervenversorgung. Dem entspricht die Aufhebung der Lähmung auf der linken, ihre Fortdauer auf der rechten Seite. Die hinteren Gliedmassen konnten, weil in der Zone des Wirtsrückenmarks gelegen, von Anfang an normale Nervenversorgung erhalten und koordiniert mit dem Kopf und Vorderrumpf arbeiten, da sie von Anfang an durch die Längsstränge mit dem Hirn verbunden waren.

VI. ZUSAMMENFASSUNG DER ERGEBNISSE

1. Zwischen *Triton alpestris* und *Bombinator pachypus* wurde in der Schulterregion meistens die ganze Neuralplatte mit beiden Wülsten, in einigen Fällen die halbe Neuralplatte mit einem Wulst orthotop verpflanzt. Die Transplantationen wurden vorwiegend an Neurulen, in wenigen Fällen an jungen Embryonen und überwiegend in der Kombination *Bombinator* — Transplantat in *Triton* — Wirt ausgeführt. Im folgenden ist nur diese Kombination und es sind nur die an Neurulen ausgeführten Experimente berücksichtigt.

Es wurde gezeigt, dass die harmonische Einordnung der Implantate in hohem Grade vom synchronen Ablauf des Neuralrohrschlusses der beiden Partner abhängig ist. Bei *Bombinator* dauert die Neurulation unter 16° C länger, über 16° dagegen weniger lang als bei *Triton*. Bei 16½° sind die Neurulationszeiten gleich. Bei dieser Temperatur formen sich die beiden fremden

Neuralplatten gleichzeitig zum Rohr um, und es entsteht am leichtesten ein normales chimärisches Neuralrohr. Mit dieser Temperaturregulierung wurde, um die erhöhte Temperatur in der Operationsschale auszugleichen, in den meisten Fällen eine Altersauswahl verbunden: Es wurden ältere *Triton*- und jüngere *Bombinator*-Neurulen zur Chimaerenbildung gebraucht. Die xenoplastische *Bombinator*-Neuralplatte entwickelt sich schneller und holt bis zum Schluss des Neuralrohrs den *Triton*-Partner ein. In der weiteren Entwicklung eilt der *Bombinator*- dem *Triton*-Anteil voraus.

2. Die neuralen *Bombinator*-Gewebe haben schwächer gefärbte und meistens auch kleinere Kerne als die entsprechenden *Triton*-Gewebe. Dies gestattet, wie schon GEINITZ (1925) und HOLTFRETER (1935) festgestellt haben, die Anuren und Urodelengewebe der Chimaeren stets auseinanderzuhalten.

3. Die xenoplastischen *Bombinator*-Neuralrohre differenzieren sich in günstigen Fällen bis zum Larvenstadium Gl. 39 (Wirte mit stummelförmigen Vorderbeinen) normal weiter. Sie ordnen sich gut ein, behalten aber ihr herkunftsgemässes Entwicklungstempo.

Ihre Entwicklung erfolgt in *Triton* in nachstehenden Punkten deutlich spendergemäss, zeigt also *Bombinator*-Charaktere: in Gesamtvolumen und Form, in der Verteilung der Ganglienzellen in den Seitenplatten des Neuralrohrs und der Grösse der Fasermasse, in der Form des Zentralkanals und in der Bildung einer Fissura mediana ventralis.

Die Ganglien- und Ependymzellen sind wie bei *Bombinator* deutlich gegeneinander abgegrenzt. Dieser Unterschied gegenüber *Triton* dürfte zur Hauptsache eine Altersdifferenz sein, da sich das *Bombinator*-Rohr im *Triton*-Wirt spendergemäss schneller differenziert als das Neuralrohr des Wirtes selbst.

Dagegen wurde für die Länge des vierten Ventrikels eine Angleichung an den Artcharakter des Wirts festgestellt: Er reicht in den Implantatrohren wie bei *Triton* nur bis zur Zone des zweiten Spinalganglions, bei *Bombinator* aber bis hinter das dritte Spinalganglion. In einem Fall (Larve XX A_1), wo das Implantat auch einen grösseren Nachhirnabschnitt umfasste, verhielt sich der Ventrikel wie bei *Bombinator*. Ueber die gegenseitige Beeinflussung von Neuralrohrabschnitten liegen, wie aus der Zusammenstellung

von Piatt (1948, S. 11 ff) hervorgeht, zahlreiche Arbeiten vor. Leider ist das für die vorliegende Untersuchung zur Verfügung stehende Material für weitere Schlüsse zu klein.

4. In allen Fällen entstehen chimaerisch zusammengesetzte Vagus-Glossopharyngeus-Komplexe, an dessen Aufbau sich *Bombinator* harmonisch mit dem Wurzelganglion beteiligt. Dies trifft auch für diejenigen Fälle zu, wo das *Bombinator*-Neuralrohr erst im Bereiche des ersten Spinalganglions beginnt. Damit sind die Angaben von Yntema (1942) bestätigt, wonach auch normalerweise die Zellen des Wurzelganglions ursprünglich an der Stelle der sensorischen Ganglien des ersten und zweiten Spinalnerven liegen.

Die Form und die Anordnung des Glossopharyngeus-Vagus-Komplexes ist sekundär von den räumlichen und geweblichen Verhältnissen in der Nachbarschaft des Nachhirns abhängig. Ist der chimaerische Ganglienkomplex von dem engräumigen *Triton*-Mesenchym umgeben, so entwickelt sich das Ganglion flacher und liegt dem Nachhirn tritongemäss eng an. Liegt er dagegen im lockeren umfangreicheren *Bombinator*-Mesenchym, so entwickelt er sich angenähert *Bombinator*-gemäss. Sehr wahrscheinlich ist gerade das stark aufquellende *Bombinator*-Mesenchym der hier massgebende Faktor.

5. Die vom chimaerischen Glossopharyngeus-Vagusganglion abgehenden Nervenäste werden zum Teil mit Schwannschen Scheidenzellen aus der *Bombinator*-Neuralleiste versorgt.

6. Die segmentale Anordnung der aus der *Bombinator*-Neuralleiste stammenden Spinalganglien ist meistens mangelhaft, auch wenn das xenoplastische Neuralrohr und die benachbarten Muskelsegmente normal gebaut sind. Die Ursache dürfte einerseits in der komplizierteren Morphogenese der Spinalganglien liegen, die stark von den Nachbarorganen abhängt, ausserdem auch in der Differenz der Entwicklungsgeschwindigkeit der beiden Partner.

Die xenoplastischen Spinalganglien weisen wie das Glossopharyngeus-Vagus-Ganglion in Form und Lage deutlich Wirtsmerkmale auf. Die Angleichung an den Artcharakter des Wirts ist wahrscheinlich auch hier eine sekundäre Anpassung an die besonderen räumlichen Verhältnisse.

Während die ventralen Wurzeln und die Rami ventrales der xenoplastischen Spinalganglien gleich oder etwas schlechter ent-

wickelt sind als bei Spenderkontrollen, sind die dorsalen Wurzeln oft viel stärker dimensioniert. Das zweite Spinalnervenpaar, das bei *Bombinator* nur ventrale Wurzeln entwickelt, bildet in den Chimaeren wie in den *Triton*-Kontrollen auch dorsale Wurzeln aus. Es handelt sich hier wohl um einen primären formativen Wirtseinfluss, der das Implantat zur Entwicklung eines zusätzlichen Bestandteiles veranlasst, den es im Spendermilieu nie bildet.

Die Vorderbeinanlagen, die dem Wirt angehören, werden in den vorliegenden Fällen durch die Rami ventrales des dritten xenoplastischen Spinalnervenpaares innerviert. Ob diese Nervenstränge auch funktionell in das Reizleitungssystem des Wirts eingeordnet werden, blieb unentschieden.

7. Implantatzellen haben im Wirtskörper an richtiger Stelle die Anlagen des sympathischen Nervensystems, segmental angeordnete typische Ganglienzellgruppen gebildet. In welchem Grade Zellen des Neuralrohrs und der Ganglienleiste an ihrem Aufbau beteiligt sind, lässt sich bei unserer Versuchsanordnung nicht auseinanderhalten.

8. Die neuralen *Bombinator*-Implantate entwickeln sich während der ersten 9—10 Tage nach der Operation normal weiter. Jedoch wird das xenoplastische Neuralrohr schon während dieser Zeit in atypischer Weise durch gehäufte *Triton*-Mesenchymzellen umhüllt.

Vom 9. Tag an setzen sichtbare anormale Veränderungen im xenoplastischen Neuralrohr selbst ein. Sie bestehen in anormaler Pigmentanhäufung (vor allem in den Ependymzellen), in Kernpyknosen und in Kernfragmentation. Dann degeneriert unter Bildung stark pigmentierter Zelltrümmer zuerst das Ependym, später die peripher gelegenen Ganglienzellen. Zahlreiche *Triton*-phagozyten wandern in die zerfallende Implantatstrecke ein und transportieren die Zelltrümmer ab. Nach dem 20. Tage befinden sich nur noch einzelne mit Zelltrümmern beladene Phagozyten in der Defektregion. Sehr viele haben sich in der Leber angesammelt, wo sie in einem Fall noch am 106. Tag nach der Operation festgestellt werden konnten.

9. Das Wurzelganglion des Glossopharyngeus-Vagus-Komplexes, die Spinalganglien und die Sympathicusganglien unterliegen der Degeneration später als das Rückenmark.

10. Mit der Degeneration werden in der Transplantatstrecke zwei symmetrische laterale Stränge von Nervenfasern sichtbar, die der Degeneration nicht verfallen.

Sie verbinden die Faserbereiche des Nachhirns mit denjenigen des Wirtsrückenmarks. Es handelt sich sehr wahrscheinlich um die Längsfasern des intersegmentären Korrelations- und Verbindungsapparates, die in jungen Larvenstadien vom Nachhirn und Mittelhirn in das Rückenmark einwachsen und eine wichtige Rolle bei der Regulation der Schwimmbewegungen spielen. Offenbar werden diese Längsstränge auch in der Chimaere gebildet und wachsen hier vom Nachhirn des Wirtes in die xenoplastische Rückenmarkstrecke ein. Durch sie erfolgt auch während und nach der Degeneration des Implantats, und bevor der Wirt die Defektstrecke mit seinem Neuralgewebe ausgefüllt hat, die Reizleitung vom Kopf in die Hinterrumpf- und Schwanzregion.

11. Das Schulterrückenmark degeneriert kurz vor dem Zeitpunkt, in dem die Vorderbeine bei normaler Entwicklung zum ersten Mal bewegt würden (Gl. 41). Entsprechend diesem histologischen Befund bleiben die Vorderbeine unbeweglich und sind auch (bei normaler Formbildung) dünner als die Vorderbeine altersgleicher Kontrollarven. Die unternormale Entwicklung entspricht den Beobachtungen verschiedener Autoren bei Exstirpationsexperimenten, unter anderem denjenigen Hamburgers (1929). Bei seinen *Rana*- und *Bombinator*-Larven wurden die Hinterbeine nach Exstirpation des lumbosakralen Rückenmarks zwar normal gebildet, blieben aber zu dünn.

12. Zwischen dem 17. und 21. Tag nach der Operation beginnen die vor und hinter der Defektstrecke gelegenen Neuralrohrabschnitte des Wirts in diese einzuwachsen. In den beiden ältesten Larven (eine 35, die andere 106 Tage nach der Operation fixiert) ist wieder ein durchgehendes Neuralrohr vorhanden. Die Spinalganglien werden nicht ersetzt. Dagegen wachsen aus dem neugebildeten Schulterrückenmark neue ventrale Spinalwurzeln aus. Sie können die Vorderbeine neu innervieren. In der ältesten Chimaere (106 Tage nach der Operation fixiert) begann das zuerst gelähmte rechte Vorderbein wiederum mit Schreitbewegungen. Die histologische Untersuchung zeigte, dass diese Gliedmasse wieder innerviert worden war.

ABKÜRZUNGEN IN DEN ABBILDUNGEN

Bo	*Bombinator*	deg	degeneriert
Tr	*Triton*	reg	regeneriert
I	Implantat	Pyk	pyknotische Zellkerne
norm	normal	Gl	Glaesnerstadium

a) *Neuralrohr, Ganglien und Nerven:*

GZ	Ganglienzellen	NS	Nervenstränge
EpZ	Ependymzellen	SchZ	Schwann'sche Scheidenzellen

Neuralrohr:

FM	Fasermasse	NH	Nachhirn
Fpl	Flügelplatte	V_4	vierter Hirnventrikel
Fmv	Fissura mediana ventralis	ZK	Zentralkanal
Gpl	Grundplatte		

Glossopharyngeus-Vaguskomplex:

IX–X	Glossopharyngeus-Vagus-ganglion	X_4	vierte Vaguswurzel
		R. aur.	Ramus auricularis IX–X
WG	Wurzelganglion	R. l	Ramus lateralis X
Gl	Lateralganglien IX–X	Tr. br	Trunci brachiales
Gv	Viszeralganglien IX–X	Tr. i	Truncus intestinalis IX–X

Spinalganglien:

SpG	Spinalganglion	Pl. brach	Plexus brachialis
SpN	Spinalnerv	R. v	Ramus ventralis
Nbl	Neuroblast	v. W	ventrale Wurzel

Sympathikus:

Symp. G Sympathicusganglion

b) *Weitere Abkürzungen.*

A	Aorta	Mel	Melanophoren
Ch	Chorda	Mes	Mesenchym
D	Darm	My	Myotom
Do	Dotter	Ph	Phagozyten
E	Epidermis	VB	Vorderbein
En	Entoderm	VN	Vorniere

LITERATUR

1930. Adelmann, H. B. *The effect of the substrate („Unterlagerung") on the heterotopic development of median and lateral strips of the anterior end of the neural plate of amblystoma.* J. exp. Zool., 57.

1935. Alderman, A. L. *The determination of the eye in the anuran Hyla regilla.* J. exp. Zool., 70.

1945. Andres, G. *Über die Entwicklung des Anurenlabyrinths in Urodelen.* Rev. suisse Zool., 52.

1946. ANDRES, G. *Über Induktion und Entwicklung von Kopforganen aus Unkenektoderm im Molch (Epidermis, Plakoden und Derivate der Neuralleiste).* Rev. suisse Zool., 53.

1949. —— *Untersuchungen an Chimären von Triton und Bombinator. Teil I. Entwicklung xenoplastischer Labyrinthe und Kopfganglien.* Genetica, XXIV.

1949. —— und ROTH, H. *Die verschiedene Lebensdauer reziproker Transplantate in Molch-Unkenchimären.* Rev. suisse Zool., 56.

1941. BALTZER, F. *Untersuchungen an Chimären von Urodelen und Hyla.* Rev. suisse Zool., 48.

1942 —— *Über Einheit und Spezialisation in der tierischen Entwicklung.* Verh. Schweiz. Nat.-forsch. Ges. Sitten 1942.

1946. —— *Über Entwicklung und Funktion verpflanzter Organe im Organismus artfremder Wirte (Transplantationen zwischen Unken- und Molchkeimen).* Sitz. Naturforsch. Ges. (Zürich 10. Dez. 1946).

1949. ——, ANDRES, G. und ROTH, H. *Über die Entwicklung und Funktion xenoplastischer Organe in Triton-Bombinator-Chimären.* Proc. VIIIth internat. congr. genetics. Hereditas, suppl. Vol. 1949.

1932. COTRONEI, G. *Costituzione zoologica e trapianti. Ricerche tra Anuri e Urodeli. Considerazioni.* Rend. R. Acc. Lincei, XV.

1931. —— e SPIRITO, A. *Costituzione zoologica e trapianti. Nuove esperienze tra Anuri e Urodeli.* Rend. R. Acc. Lincei, XIV.

1932. DETWILER, S. R. *Further experiments upon the development of spinal ganglia in Amblystoma.* J. comp. Neur., 54.

1934. —— *An experimental study of spinal nerve segmentation in Amblystoma with reference of the plurisegmental contribution of the brachial plexus.* J. exp. Zool., 67.

1936. —— *Neuroembryology.* Experimental Biology Monographs. The Macmillan Comp., New York.

1937 —— *Observations upon the migration of neural crest cells, and upon the development of spinal ganglia and vertebral arches in Amblystoma.* Am. J. Anat., 61.

1945. EAKIN, R. M. and HARRIS, M. *Incompatibility between amphibian hosts and xenoplastic grafts as related to host age.* J. exp. Zool., 98.

1925. GEINITZ, B. *Embryonale Transplantation zwischen Urodelen und Anuren.* Roux' Arch., 106.

1925. GLAESNER, L. *Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des gemeinen Wassermolchs (Molge vulgaris).* Normentafel zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere, 14. Heft. G. Fischer, Jena.

1875. GOETTE, A. *Die Entwicklungsgeschichte der Unke (Bombinator igneus). Als Grundlage einer vergleichenden Morphologie der Wirbeltiere.* Leopold Voss, Leipzig.

1947. HADORN, E. *Über einen Einfluss des embryonalen und frühlarvalen Gehirns auf die Gestalt der Rumpf-Schwanzregion bei Triton.* Rev. suisse Zool., 54.

1929. Hamburger, V. *Experimentelle Beiträge zur Entwicklungsphysiologie der Nervenbahnen in den Froschextremitäten.* Roux' Arch., 119.

1935. Harrison, R. G. *Heteroplastic grafting in embryology.* The Harvey Lectures, 1933-1934, Series XXIX.

1906. Hertwig, O. *Handbuch der vergleichenden experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere.* Band II, 3. Teil. G. Fischer, Jena.

1934. Hewritt, D. C. *Xenoplastic transplantation of amphibian eye rudiments.* J. exp. Zool., 69.

1935. Holtfreter, J. *Morphologische Beeinflussung von Urodelenektoderm bei xenoplastischer Transplantation.* Roux' Arch., 133.

1935. —— *Über das Verhalten von Anurenektoderm in Urodelenkeimen.* Ib. 133.

1939. —— *Studien zur Ermittlung der Gestaltungsfaktoren in der Organentwicklung der Amphibien.* Roux' Arch., 139.

1943. —— *A study of the mechanics of gastrulation.* J. exp. Zool., 94.

1915. Hooker, D. *Studies on regeneration in the spinal cord. I. An analysis of the processes leading to its reunion after it has been completely severed in frog embryos at the stage of closed neural folds.* J. comp. Neur., 25.

1925. —— *Studies on regeneration in the spinal cord. III. Reestablishement of anatomical and physiological continuity after transsection in frog tadpoles.* J. comp. Neur., 33.

1936. Kappers, C. U. A. *The comparative anatomy of the nervous system of vertebrates, including man.* Vol. I. The Macmillan Company, New York.

1938. Knight, F. C. E. *Die Entwicklung von Triton alpestris bei verschiedenen Temperaturen, mit Normentafel.* Roux' Arch., 137.

1927. Kuhlenbeck, H. *Vorlesungen über das Zentralnervensystem der Wirbeltiere.* G. Fischer, Jena.

1927. Lehmann, F. E. *Further studies on the morphogenetic role of the somites in the development of the nervous system of amphibians. The arrangement and differentiation of spinal ganglia in Pleurodeles waltli.* J. exp. Zool., 49.

1935. —— *Die Entwicklung von Rückenmark, Spinalganglien und Wirbelanlagen in chordalosen Körperregionen von Triton-Larven.* Rev. suisse Zool., 42.

1945. —— *Einführung in die physiologische Embryologie.* Birkhäuser, Basel.

1942. Leuenberger, Th. *Das Verhalten der Farbzellen von Triton in Larven der Unke (Bombinator pachypus) bis zur Metamorphose.* Rev. suisse Zool., 49.

1939. Moore, J. A. *Temperature tolerance and rates of development in the eggs of amphibia.* Ecology, 20.

1932. Perri, T. *Sul comportamento dell' abbozzo oculare di Tritone trapiantato in embrioni die Rana esculenta. Processi distruttivi e potenza di ricupero.* Roux' Arch., 126.

1948. Piatt, J. *Form and causality in neurogenesis.* Biol. rev. Cambridge phil. soc. 23.

1937. Pollister, A. W. and Moore, J. A. *Tables for the normal development of Rana sylvatica.* Anat. Rec., 68.

1931. Raven, Ch. P. *Zur Entwicklung der Ganglienleiste, I. Die Kinematik der Ganglienleistenentwicklung bei Urodelen.* Roux, Arch., 125.

1936. —— *Zur Entwicklung der Ganglienleiste. V. Über die Differenzierung des Rumpfganglienleistenmaterials.* Roux' Arch., 134.

1937. —— *Experiments on the origin of the sheath cells and sympathetic neuroblasts in amphibia.* J. comp. Neurol., 67.

1939. Reverberi, G. *Il comportamento dell'abbozzo caudale degli Anfibi nei trapianti etero e xenoplastici.* Arch. Zool. Ital., vol. 26.

1928. Romeis, B. *Taschenbuch der mikroskopischen Technik.* 12. Aufl. R. Oldenbourg, Berlin.

1943. Rosin, S. *Experimente zur Entwicklungsphysiologie der Pigmentierung bei Amphibien.* Rev. suisse Zool., 50.

1946. —— *Über Bau und Wachstum der Grenzlamelle der Epidermis bei Amphibienlarven; Analyse einer orthogonalen Fibrillärstruktur.* Rev. suisse Zool., 53.

1945. Roth, H. *Chimärische Neuralsysteme (Transplantationen zwischen Triton alpestris und Bombinator pachypus).* Arch. J. Klaus-Stiftung, 20.

1949.—— *Unverträglichkeitsreaktionen bei Amphibienchimären.* Rev. suisse Zool., 56.

1948. Rutz, H. *Wachstum, Entwicklung und Unverträglichkeitsreaktionen bei Artchimären von Triton.* Rev. suisse Zool., 55.

1940. Shumway, W. *Stages in the normal development of Rana pipiens.* Anat. Rec., 78. Abgedruckt in Introduction to Vertebrate Embryology desselben Verfassers, 4th. ed. J. Wiley, New York, 1948.

1932. Spirito, A. *Richerche di innesti e di trapianto su parti embrionali isolate negli embrioni di anfibi.* Roux' Arch., 127.

1947. Stefanelli, A. *I fenomeni della determinazione, della rigenerazione e del differenziamento del sistema nervoso.* Atti Accad. Naz. Lincei Mem. Sc. fisiche ecc., 1947, Serie VIII, Vol. I, Sez. III 2.

1949. Wagner, G. *Die Bedeutung der Neuralleiste für die Kopfgestaltung der Amphibienlarven. Untersuchungen an Chimaeren von Triton und Bombinator.* Rev. suisse Zool., 56.

1943. Yntema, C. L. *An experimental study on the origin of the sensory neurons and sheath cells of the IXth and Xth cranial nerves in Amblystoma punctatum.* J. exp. Zool., 92.

Tome 57, nº 34. — Décembre 1950

Muséum d'Histoire naturelle de Genève

Les Types de la Collection Lamarck au Muséum de Genève

Mollusques vivants, I.

par

G. MERMOD
Conservateur de Malacologie.

Avec 50 figures dans le texte.

En attendant la possibilité de publier un catalogue illustré de tous les Types de Mollusques vivants contenus dans la Collection Lamarck [1], nous pensons rendre service à de nombreux malacologistes, pour lesquels beaucoup de Types de Lamarck sont restés des énigmes, en commençant, par fragment, la publication d'une liste commentée et partiellement illustrée des exemplaires lamarckiens. Jusqu'ici aucune énumération des Types de Lamarck, certains ou présumés, conservés à Genève, n'a été publiée. Pour plus de détails au sujet de la présence à Genève de cette collection on voudra bien se reporter à l'introduction de notre travail sur les *Conus* de Hwass, Lamarck, etc., présents au Musée de Genève (*Revue suisse de Zool.* 1947, vol. 54, pp. 155-163).

Je rappelle que le Musée de Genève possède un exemplaire de l'*Histoire des Animaux sans Vertèbres* ayant appartenu au savant zoologiste du Museum de Paris et muni d'annotations marginales dues à la main de Mlle Rosalie de Lamarck, fille et secrétaire

[1] Pour les Fossiles de Lamarck voir le Catalogue illustré de la Coll. Lk. par J. Favre, 117 pl. Genève (Museum), 1918.

de LAMARCK. Ces annotations concernent presque exclusivement le nombre des exemplaires renfermés alors dans sa Collection. Il ne nous a pas été possible de déterminer si ces inscriptions datent du vivant de Lamarck ou si elles sont postérieures. Dans l'énumération des espèces nous avons indiqué le nombre des exemplaires donnés par R. LAMARCK en le faisant précéder de l'indication: Mss.

Dans cette énumération nous ne nous occupons que des espèces nommées par LK. lui-même, laissant de côté de très nombreuses espèces décrites par d'autres auteurs et pourtant présentes dans la collection de LK. Il est bien entendu que dans les nombreux cas où le nom de l'espèce n'a pas été apposé sur la coquille elle-même par LK ou par sa fille, de leurs écritures si caractéristiques et si ressemblantes, les critères qui font décider qu'il s'agit bien du Type peuvent être sujets à caution. Aussi avons nous toujours indiqué les raisons qui peuvent faire douter de l'authenticité d'un Type.

Les diagnoses si succinctes de LAMARCK ne permettent que rarement de déterminer avec certitude une espèce, à plus forte raison un Type. Il reste la dimension de l'exemplaire donnée généralement avec exactitude en pouces et en lignes, c'est souvent la seule indication précise dont nous disposons. Parfois LAMARCK a noté quelque particularité accidentelle qui donne alors une certitude absolue, lorsqu'elle se retrouve sur l'exemplaire, ou qu'elle est figurée dans l'*Encyclopédie Méthodique* de BRUGUIÈRE, continuée par LAMARCK.

DELESSERT a publié en 1841 son *Recueil de coquilles* décrites par LAMARCK; CHENU dans ses *Illustrations Conchyliologiques* en a reproduit également un grand nombre. Enfin KIENER [1] dans son *Iconographie* a donné un nombre très considérable de figures d'exemplaires provenant soi-disant de la *Collection Lamarck.*

Pour cet inventaire des Types de LAMARCK nous adoptons l'ordre systématique de l'*Histoire des Animaux sans vertèbres*, ordre bien vieilli, mais qui a l'avantage de donner, des conceptions de LAMARCK, une reproduction fidèle. Chaque fois que nous avons pu le faire, nous avons ajouté au nom lamarckien la dénomination actuelle, soit d'après WENZ, *Paläozoologie* (1938-43), soit

[1] Nous avons vu, à propos des *Conus* de LAMARCK (*Rev. Suisse Zool.*, vol. 54, p. 157), que des erreurs s'étaient souvent glissées dans les indications données par KIENER; il convient donc de ne les accepter qu'avec circonspection.

d'après THIELE, *Handbuch der Weichtierkunde* (1931), soit enfin d'après TRYON et PILSBRY, *Manual of Conchology* (1879-1935).

Nous commençons notre énumération par le volume 6, première partie, de la première édition (1819) de l'*Histoire des animaux sans vertèbres*.

ORDRE PREMIER: PTÉROPODES, p. 283.

Ne renferme pas d'espèces décrites par LAMARCK.

ORDRE DEUXIÈME: GASTÉROPODES, p. 295.

Chiton peruvianus. Le premier Type de LAMARCK est *Chiton peruvianus*, Vol. 6, p. 321, n° 3; habite les côtes du Pérou, DOMBEY; mon cabinet; Mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève: 1 ex. avec une étiquette de LK. libellée comme suit: « le plus grand nombre des soies sont tombées par l'imprudence d'un dessinateur qui l'a enveloppée dans du papier et mis dans sa poche, *Chiton peruvianus*, de Dombey ». L'ex. mesure 49 mm. de long et 29 de large, **(fig. 1)** il est sensiblement plus contracté que dans la fig. de l'*Encyclop.* pl. 163, fig. 7 et 8, laquelle mesure pour les plaques 64 mm. de long et 33 de large. L'agencement et la forme de ces plaques ne sont du reste pas fidèlement rendus, ce qui est souvent le cas dans cet ancien ouvrage. Cette espèce porte, d'après THIELE I, p. 16, le nom de *Chaetopleura (Chaetopleura) peruviana* (Lk.).



FIG. 1

Patella apicina Lk., p. 324, n° 1, Océan indien ?; mon cabinet; grd. diam. 3½ pouces (= 94 mm.); Mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève: 1 ex. de 94 mm. de grd. diam. avec une étiquette de ROSALIE DE LK., l'ex. a été poli artificiellement dans la région apicale. Il est figuré très exactement par DELESS. pl. 21, fig. 4 *a-c*, ainsi que par CHENU, *Illustr.* pl. 1, fig. 4 *a-c*. Cette espèce est versée par PILSBRY (I, vol. 13, p. 106) dans la synonymie de *Patella (Scutellastra) granatina* L. Habitat: le Sud de l'Afrique.

Patella barbata Lk., p. 326, nº 9; habitat ?; mon cabinet; grd. diam. 3 p. (= 81 mm.); Mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève: 1 ex. avec le nom inscrit sur la coquille par R. Lk., en outre une étiq. de même écriture; diam. maxim. 71 mm. [1] Il s'agit bien de l'ex. figuré par Deless. pl. 21, fig. 1 *a-c* et Chenu, pl. 1, fig. 1 *a-c*. Cette espèce est reportée par Pilsbry, vol. 13, p. 96, dans la synonymie de *Patella (Scutellastra) barbara* Linné, ce qui me semble exact; elle habite la région du Cap.

Patella longicosta Lk., p. 326, nº 10; habitat ?; mon cabinet; dimensions ?; Mss. 3 ex. — Coll. Lk. Genève: 3 ex. respect. de 60; 48; 35 mm. sans inscription ni étiquette manuscrite. L'ex. de 48 mm. est figuré par Deless., pl. 21, fig. 3 *a-c* et Chenu, pl. 1, fig. 3 *a-c*, cette figuration est très exacte. C'est la *Patella (Scutellastra) longicosta* Lk. (Pilsb., vol. 13, p. 107). Habitat: Région du Cap.

Patella spinifera Lk., p. 326, nº 11; habitat ?; mon cabinet; dimensions ?; Mss. 3 ex. — Coll. Lk. Genève: 3 ex., nº 1 (mesures prises à l'extrém. des côtes), D. 68, d. 57, alt. 24½ mm., c'est l'ex. figuré très exactement par Deless., pl. 21, fig. 2 *a-c*, et par Chenu, pl. 1, figs. 2 *a-c*; nº 2, D. 39, d. 32, alt. 12 mm.; nº 3, D. 38½, d. 32½, alt. 12 mm. Lk. fait remarquer que sa coquille possède une rangée d'épines ascendantes dans le voisinage du bord. En réalité, comme le figure Deless., il existe 3 rangées concentriques d'épines, plus ou moins serriformes, placées sur les côtes. La plus externe se prolonge en dehors du bord de la coquille; une intermédiaire particulièrement développée est placée à 30 mm. de l'apex, enfin, la troisième, à 19 mm. du sommet. Chez les deux ex. plus jeunes, les côtes sont encore beaucoup plus saillantes à l'extérieur, transformant la coquille en une étoile à 20 rayons principaux environ. L'apex est pointu, décentré vers l'avant. La couleur externe est blanche, mais l'extrémité des côtes et des épines est fauve clair. L'intérieur du test est blanc porcelané, excepté la marge d'un blanc sale, subtransparente. Zone aréale grande, ovale, tronquée en avant, les côtes externes se marquent intérieurement en sillons ouverts,

[1] La différence de dimension entre notre donnée et celle de Lk (An. s. Vert.) ne peut guère s'expliquer que par une erreur d'impression, la coquille étant marquée de la main de Mlle Lk.

accentués. PILSBRY, vol. 13, p. 97, considère, je crois avec raison, que *Pat. spinifera* Lk. est synonyme de *Patella (Scutellastra) barbara* L. Elle provient de la région du Cap (S. Afrique).

Patella aspera Lk., p. 327, n° 12; habitat ?; mon cabinet; taille 2 p. ½ (= 67,5 mm.); Mss. 3 ex. — Coll. Lk. Genève: 3 ex. resp. de 70 mm.; 57 mm.; 52 mm.; avec une étiquette manuscrite de R. LK. Sans pouvoir l'affirmer, il est probable que l'ex. mesuré par LK est celui de 70 mm. (avec cependant une différence de 2½ mm.). PILSBRY considère *P. aspera* Lk. comme une var. de *P. coerulea* L.; ED. FISCHER (*J. de Conch.* 1935, p. 34), pour des raisons d'anatomie radulaire, met l'espèce de LK. en synonymie de *P. depressa* Penn.; dans le premier cas elle serait plutôt méditerranéenne et dans le second nord-européenne. Cet exemplaire n'ayant jamais été figuré jusqu'ici, nous en donnons une photographie, il s'agit de l'ex. de 70 mm. **(fig. 2).**

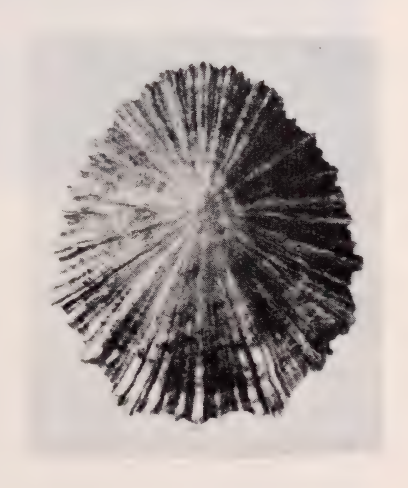


FIG. 2

Patella luteola Lk., p. 327, n° 13; habitat ?; mon cabinet; grd. diam. env. 3 p. (= 81 mm.); Mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève: 1 ex. avec inscription de R. LK. sur la coquille et une étiquette de même écriture; taille: grd. diam. 57 mm., diam. min. 51 mm., alt. 18 mm., distance de l'apex au bord antérieur 25 mm. La dimension ne coïncide pas avec celle donnée par LK., cependant l'inscription de ROSALIE LK. indique pourtant bien l'origine. Cette coquille nommée *luteola* et indiquée comme telle dans la diagnose, n'a en réalité de jaune que l'enduit résineux (soluble dans l'ammoniaque) dont elle a été entièrement recouverte. C'est une patelle d'un blanc un peu rosé, iridescente, solide, munie d'une quarantaine de côtes radiaires subégales, faiblement noduleuses, disposées en zones concentriques; le bord extérieur est régulièrement festonné; l'apex est blanc.

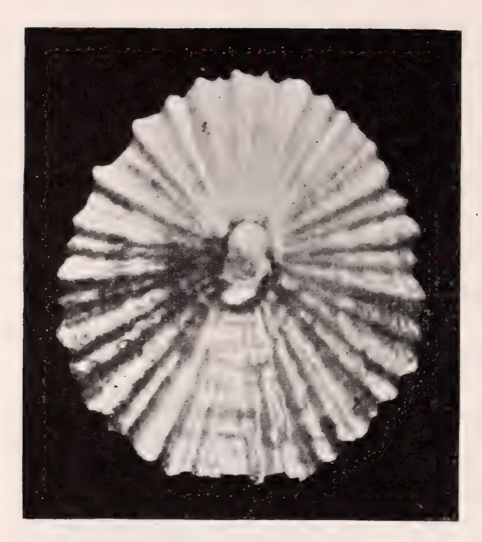


Fig. 3

Le test, vu par transparence, montre une très grande tache aréale brune, oblongue, prolongée et tronquée vers le bord antérieur. L'habitat donné par l'étiquette de collection est l'Afrique. Pilsbry (vol. 13, p. 162) mentionne l'espèce parmi les « unidentified ». M. le prof. Ed. Fischer qui, au vu de la photographie et d'un moulage, a bien voulu me donner son avis, pense qu'il s'agit de *Patella ferruginea var. rouxi* Payr. Elle serait alors méditerranéenne. Cette coquille non encore figurée vaut, je pense, la peine d'être reproduite **(fig. 3).**

Patella pyramidata Lk., p. 327, n° 14; habitat ?; mon cabinet: diam. max. 5 p. et plus (= 135 mm.); Mss. 1ex. — Coll. Lk. Genève: 1 ex. avec inscription, sur la coquille, de Ros. Lk. ainsi qu'une étiquette; la taille est cependant moindre, 87 mm. (donc un peu plus de 3 p. au lieu de 5; est-ce une erreur typographique ?), diam. min. 77 mm., alt, 35½ mm. C'est l'ex. figuré par Deless., pl. 22, fig. 3. Pilsbry (vol. 13, p. 81) le met en synonymie du *ferruginea* Gmel. Il a intérieurement et extérieurement une couleur rouille foncé. Sa répartition est méditerranéenne.

Patella plumbea Lk., p. 328, n° 16; côtes du Sénégal; mon cabinet: dimension?; Mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève: 1 ex. avec étiquette de Ros. Lk. « *P. plumbea, le libot* du Sénégal »: diam. max. 52 mm., diam. min. 38 mm., alt. 10½ mm. **(fig. 4).** La coquille, d'un ovale trop régulier, a été légèrement meulée sur les bords. Le complément de diagnose donné par Lk correspond parfaitement à l'ex. sauf en ce qui concerne le bord frangé. Ed. Fischer, dans son travail sur les Mollusques d'Adanson (*Journ. de Conchyl.* 1942, p. 139) admet que le *libot* d'Adanson se rapporte plutôt à *Patella*

safiana Lk. pour des raisons d'anatomie radulaire. Si l'on compare le plus petit des 3 ex. de *P. safiana* de Lk. (diam. 51 mm.) avec l'ex. Type de *P. plumbea*, on se trouve fort embarrassé pour les différencier. *P. safiana* est plus conique, mais l'alternance régulière des côtes fortes et faibles, ainsi que le genre de striation concentrique, me semblent identiques. L'espèce de Lk. *P. plumbea* est admise par Pilsbry (vol. 13, p. 91) dans les *Patella* s. str.



Fig. 4

Patella scutellaris Lk., p. 328, nº 19; habitat ?; mon cabinet; dimensions ?; Mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève: 1 ex. avec inscription et étiquette de R. Lk. en outre une indication manuscr. de Lk. lui-même « la gr. tête de méduse. Fav. t. II, fig. B. 1. »; diam. max. 70 mm., diam. min. 61 mm., alt. 17 mm. C'est l'ex. figuré exactement par Deless., pl. 22, fig. 1. Si l'indication de Lamarck relative à Favanne est exacte, l'espèce proviendrait de l'Orient; tandis que Reeve, *Icon.* pl. 20, nº 49 donne Naples comme patrie. La synonymie de *P. scutellaris* Lk. et *scutellaris* Blainv. me semble devoir être écartée; c'est du reste l'avis de Pilsbry, vol. 13, p. 83, mais on ne retrouve nulle part, sauf erreur, dans cet ouvrage, mention de l'espèce lamarckienne. En tout cas cet ex. est de forme polygonale beaucoup moins prononcée que dans les figures de Blainville et de Favanne.

Patella safiana Lk., p. 329, nº 20; côtes océaniques du Maroc; mon cabinet; diam. max. environ 4 p. (= 108 mm.); Mss. 3 ex. — Coll. Lk. Genève: 3 ex. ayant respect., nº 1: 50 × 42 × 15; nº 2: 74 × 57 × 15; nº 3: 77 × 57 × 21 mm. Le nº 2 porte une inscription de Lk. en partie illisible et en outre une étiquette de R. Lk. « patelle de Safi *P. safiana* ». C'est le nº 3 qui a servi à Deless. pour sa figure 2 *a-c*, pl. 22. Les deux grands individus ont les côtes

radiales assez fortement usées, tandis que le plus petit **(fig. 5)** montre environ 45 côtes alternativement plus fortes et plus faibles. Le bord interne de la coquille porte, dans les intervalles des côtes, des taches brunes ou plombées; ces zones intercostales transparaissent à l'intérieur de la coquille jusqu'à la limite de la tache aréale. Celle-ci est d'un blanc jaunâtre opaque. ED. FISCHER (*J. Conch.* 1935, p. 53) indique des particularités anatomiques pour la radule de cette espèce, classée par PILSBRY, *loc. cit.* p. 90, dans *Patella* s. str.



FIG. 5

Patella lineata Lk., p. 331, nº 30; habitat ?; mon cabinet; diam. max. plus d'un pouce (= 27 mm.); Mss. 2 ex. — Coll. Lk. Genève: 2 ex. l'un de 37 × 30 × 15 mm. muni d'une vieille inscription, qui n'est pas de LK.: «faux œil de rubis», en plus, une autre indication prob. de LK.; le second ex. mesure 37 × 31 × 12½ mm.; il est collé sur un carton muni d'une indication de R. LK. Le premier ex. a la région périapicale d'un brun très foncé et les 10-11 côtes radiales principales se détachant en clair sur le fond brun; l'autre ex., beaucoup plus clair, a des côtes couleur rouille. Le premier ex. a été figuré par DELESSERT, pl. 23, figs. 6 *a-c* et reproduit par PILSBRY, *loc. cit.* pl. 73, figs. 85-87, sous le nom de *Helcioniscus lineatus* Lk. Habitat inconnu.

Patella tarentina Lk., p. 332, nº 33; Golfe de Tarente; mon cabinet; taille médiocre; Mss. 4 ex. — Coll. Lk. Genève: 4 ex. **(fig. 6)** respect. de 34 × 31 × 10 mm.; 35 × 28 × 10 mm.; 21 × 18 × 6 mm.; 22 × 19 × 7 mm., avec une étiquette de R. LK. « patella tarentina, golfe de Tarente ». Les deux premières sont adultes, celle de 34 mm. est fortement polygonale, subétoilée, épaisse, opaque, encroûtée; celle de 35 mm. est moins polygonale,

couleur lie de vin, avec 9 côtes radiales proéminentes blanches, entre ces dernières côtes se laisse voir la couleur de fond. Les deux petits ex. sont des jeunes régulièrement ovales, ayant chacun 12 zones larges, lie de vin, en alternance avec autant d'interzones très blanches et larges. La couleur interne de la coquille est cornée rosée. Ces deux derniers ex. ressemblent beaucoup à la

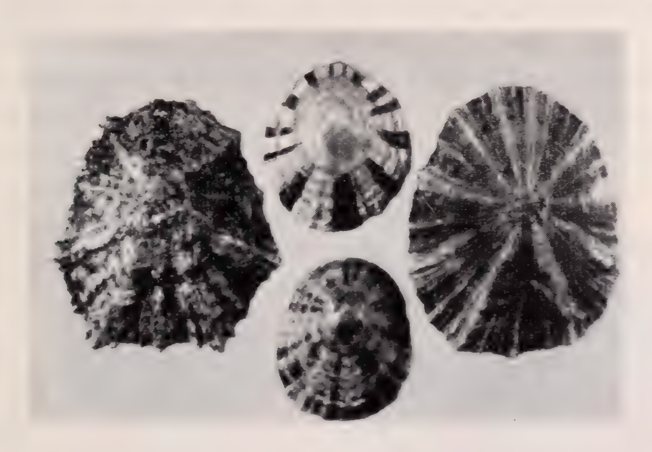


Fig. 6

figure de Pilsbry (vol. 13, pl. 53, fig. 6) de *Pat. coerulea var. tarentina* von Salis, non Lk. C'est l'ex. de 35 mm. qui est figuré par Deless., pl. 23, figs. 7 *a-c*. *Pat. tarentina* Lk. et *P. tarentina* von Salis ne sont probablement, ainsi qu'en pense Ed. Fischer, que des formes de *P. coerulea* L. (voir *J. de. Conch.* 1935, p. 7, 9, 37).

Patella punctata Lk., p. 333, nº 34; golfe de Tarente; mon cabinet; coquille de petite taille; Mss. 4 ex. — Coll. Lk. Genève: 4 ex. respectivement de 24 × 19 × 18 mm. (**fig. 7**, c'est l'ex. figuré par Deless., pl. 23, fig. 4 *a-c*); 23 ½ × 20 ½ × 19 mm.; 23 ½ × 20 ½ × 18 mm.; 16 × 14 × 7 mm., avec une étiquette de R. Lk. « patella punctata » et une autre de son père « Golfe de Tarente ». Cette espèce que Pilsbry, *loc. cit.*

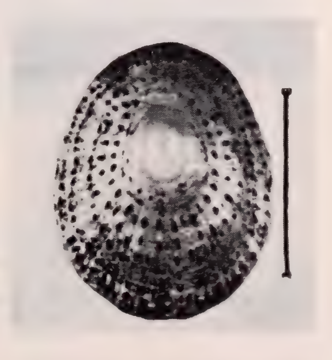


Fig. 7

p. 38, met, avec doute, en synonyme de *P. punctulata* Gmel., mais dont la provenance est sûrement différente, ne ressemble en rien à la *puncturata* Lk. La seule espèce qui rappelle *punctata* Lk. est la *P. nigropunctata* Reeve. Cette dernière serait synonyme, d'après PILSBRY, de *P. lusitanica* Gmel. (PILSB., vol. 8, pl. 11, fig. 11-19 et REEVE *Icon.*, pl. 32, fig. 57). En 1878, MONTEROSATO émet la même opinion (*Giorn. d. Sc. nat.*, Palermo, vol. 13, p. 18).

Patella puncturata Lk., p. 333, nº 35; Barbade: mon cabinet; petite taille; Mss. 2 ex. — Coll. Lk. Genève: 2 ex. **(fig. 8)** avec une étiquette de R. LK. « patella puncturata ». Taille du plus grand: 24 × 20 × 8 mm. en forme de coupole avec environ 40 côtes subégales; entre elles se trouvent une douzaine de séries de petites taches quadrangulaires rouges; elles partent de la région apicale et n'atteignent pas le bord; le reste de la coquille est d'un blanc d'albâtre avec de fortes stries d'accroissement, imbriquées entre les côtes saillantes, devenues probablement lisses par suite de l'usure. L'intérieur est blanc brillant. L'autre exemplaire mesure 17 × 13 × 5 mm., sa forme est moins en coupole, l'extérieur montre également 12 séries de taches rouges qui atteignent le bord; sur ce jeune individu les stries d'accroissement sont presque invisibles. Comme nous l'avons vu plus haut, PILSBRY considère l'espèce comme synonyme de *Acmaea punctulata* Gmel. (vol. 13, p. 38), originaire de la mer des Caraïbes.

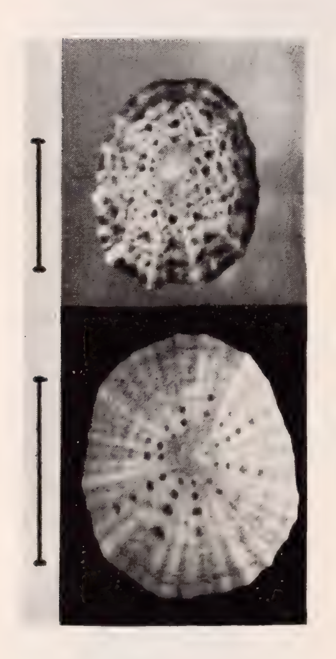


FIG. 8

Patella javanica Lk., p. 333, nº 36; côte de Java, rapportées par M. LESCHENAULT; mon cabinet; dimensions ?; Mss. 3 ex. — Coll. Lk. Genève: 3 ex. dont le plus petit est une patelle très jeune, verdâtre extérieurement et de couleur intérieure alternativement jaune corné et plombé. Cette coquille n'a rien de commun avec

les deux autres. Celles-ci ont respectivement $24\frac{1}{2} \times 21 \times 10$ et 18 × 13½ × 7½ mm. Ainsi que le fait remarquer DESH. (*An. s. vert.*, 2e édit., vol. 7, p. 538), BLAINVILLE ayant probablement examiné l'espèce de LAMARCK, s'est aperçu qu'il ne s'agissait pas d'une patelle, mais d'un *Siphonaria javanica* Lk, ce qui ressort immédiatement de l'examen de la figure de DELESS., pl. 23, fig. 3. C'est le plus grand des deux exemplaires mesurés. Les coquilles de LK. sont accompagnées d'une étiquette LK « de java, laich » (pour LESCHENAULT) et d'une autre de R. LK.

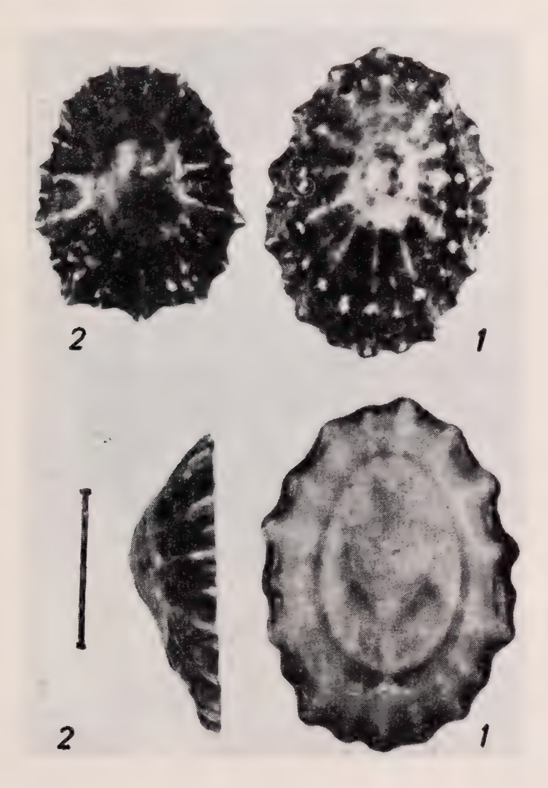


FIG. 9

Patella tuberculifera Lk., p. 333, nº 37; petite taille; habitat ?; mon cabinet; Mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève: 2 ex. **(fig. 9, nº 1)**, de 23 × 13 × 7 mm., apex à 11 mm. du bord antérieur, et 15 du bord postérieur. Coquille régulièrement ovale, légèrement crénelée par la saillie des côtes; ces dernières, vers le bord externe, ont une

ornementation imbriquée, formant une série de 3 petites perles d'un blanc éclatant, tranchant sur le fond brun foncé. Intérieur alternativement blanchâtre et brun foncé. Cet ex. correspond fort bien à la diagnose de Lk. L'autre coquille **(fig. 9, n° 2)** mesure 19½ × 15½ × 5 mm., plus jeune, sa forme n'est pas régulièrement ovalaire mais subpolygonale, surtout à la partie postérieure. Les côtes (22 environ) ne montrent pas d'imbrication distincte, mais les petites taches blanches existent également. C'est l'ex. reproduit par Deless., pl. 23, fig. 5 *a-c*. Cette figure manque d'exactitude, elle fait penser à tort à un *Siphonaria*. L'exemplaire est muni à l'intérieur d'un n° 37 probablement écrit par R. Lk.; en outre, le carton est accompagné d'une étiquette « p. tuberculifera » de même écriture. Une bordure verte indique une provenance américaine. Pilsbry (vol. 13, p. 162), cite l'espèce dans sa liste des « unidentified » ainsi que la *tuberculata* L. (p. 160). Il ne m'a pas été possible de trouver, ni dans notre matériel, ni dans la littérature consultée, une forme voisine.

Patella viridula Lk., p. 334, n° 39; habitat ?; taille 14-15 lignes (= 31-33 mm.); mon cabinet; Mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève: 1 ex. de 26 × 23 × 6½ mm., sans inscription ni étiquette. La fig. de Deless., pl. 23, fig. 2 *a-c* représente notre exemplaire d'une façon assez approximative. Les dimensions sont identiques et les particularités de la tache périapicale intérieure, bien reproduites, ne laissent aucun doute. Il s'agit d'une coquille très jeune, montrant une vingtaine de côtes aplaties, sur et entre lesquelles se marquent des séries de chevrons noirâtres, imbriqués les uns dans les autres. L'intérieur est d'un blanc verdâtre porcelané et la région apicale interne est ornée de taches noires irrégulières qui disparaissent complètement chez les grands individus. Il en est de même pour les taches en chevrons externes qui s'étalent et forment entre les côtes des zones concentriques alternativement noires et blanches. Pilsbry, Vol. 13, p. 32, en fait un *Acmaea* du Pérou et du Chili.

Patella galathea Lk., p. 334, n° 41; habitat ?; mon cabinet; taille 7-8 l. (= 15-18 mm.); Mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève: 1 ex. **(fig. 10)** de 17 × 12 × 6 mm. Le nombre des côtes radiaires est de plus de 100, elles sont ornées d'écailles très fines, imbriquées, sans connection avec les écailles des côtes adjacentes. La surface

n'est donc pas cancelée. Le nombre des squames est de 80 environ sur la côte la plus longue et de 19 sur la plus courte. L'apex est reporté très en arrière, presque en surplomb de la marge postérieure, à une hauteur de 4 mm. environ. La pointe est lisse, assez proéminente, légèrement tordue sur la droite. La coquille, d'un blanc gris, est translucide, très fragile; les bords latéraux sont concaves. C'est l'ex. représenté par Deless., pl. 23, fig. 10 *a-c* et

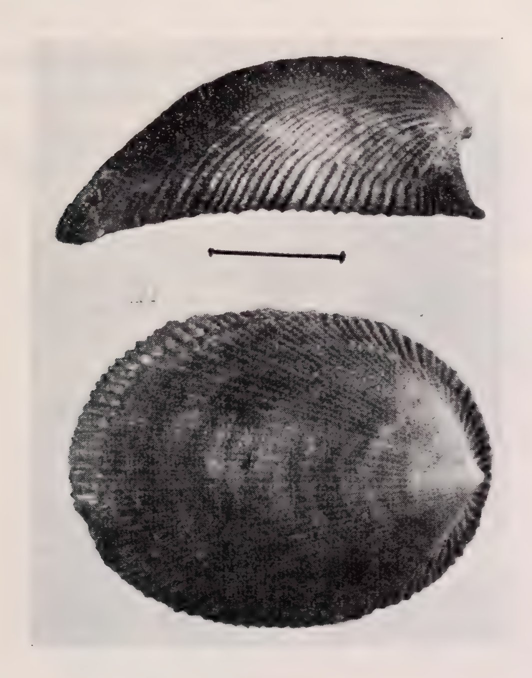


Fig. 10

par Chenu, *Manuel*, fig. 2815. Il s'agit d'un *Phenacolepadidae* voisin de *Phenacolepas (Scutellina) cinnamomea* Gould; ainsi que cet auteur l'a déjà fait remarquer en 1846 (U. S. Exped. Wilkes, in Proc. Boston Soc. of Nat. Hist., p. 9). L'espèce de Lk. est blanche, moins allongée et à squames plus grossières. Par contre, *Scutellina pulchella* Lisch., dont la description correspond bien à l'ex. de Lk. est beaucoup plus petit. Pilsbry, vol. 12, p. 130, a rangé cette espèce dans celles dont il n'a pu obtenir de description. La provenance, tout en restant incertaine, est probablement indo-pacifique ou australienne.

Patella australis Lk., p. 335, nº 44; Nouvelle Hollande; mon cabinet; taille 1 pouce environ (= 27 mm.); Mss. 3 ex. — Coll. Lk. Genève: Il n'a pas été possible de retrouver trace des ex. en question, ni dans la Coll. Lk. ni dans celle de Deless. Nous sommes obligés de nous reporter exclusivement à la figure de Deless., pl. 23, fig. 11 et à celles de Quoy et Gaimard, vol. 3, p. 434, pl. 72, figs. 25-34. Ces deux derniers auteurs admettent qu'il s'agit bien de l'espèce de Lk. C'est un *Hipponix*, probablement du genre *Sabia (Amalthea)*.



Fig. 11

Patella cymbularia Lk., p. 335, nº 45; provenance ?; mon cabinet; taille 2 p. et plus (= 54 mm.); Mss. 3 ex. — Coll. Lk. Genève: 1 ex. **(fig. 11, nº 1)** de 49 × 31 × 14½ mm., hauteur de l'apex au-dessus du plan de l'ouverture 6 mm., distance de l'apex au bord antérieur 4 mm. C'est un bel exemplaire muni de 34 côtes radiaires translucides, à nacre interne argentée; il est figuré exactement par Deless., pl. 23, fig. 8 *a-c*; cependant la fig. 8 *a* représente l'apex comme trop saillant. Posée sur un plan, la coquille ne le touche pas par le bord postérieur. Notre ex. figuré par Deless. n'étant muni d'aucune inscription sur la coquille, la dimension étant en outre plus faible que celle indiquée, nous ne sommes pas certains de posséder le Type lamarckien. Pilsbry, vol. 13, p. 115, considère ce Type comme une *Nacella (Nacella) mytilina* Helbl. tandis que l'ex. figuré par Deless. serait une *Nacella (Patinella) aenea* Martyn *var. deaurata* Gmel. Il me semble cependant, à supposer que nous possédions bien le Type de Lk., que les figures données par

l'auteur américain comme synonymes, soit pl. 46, figs. 28-36, montrent des apex beaucoup trop centraux et des contours trop larges. PILSBRY dit avoir eu à sa disposition un matériel de comparaison considérable, lui permettant de trancher la question.

Un second ex. de 30 × 23 × 9 mm. **(fig. 11, n° 2)**, appartenant certainement à cette espèce, se trouvait mélangé avec les *P. deaurata* Gmel. de la coll. Lk.

Umbrella indica Lk., p. 343, n° 1; Océan indien et Ile de France; Muséum Paris et mon cabinet; jusqu'à 4 pouces (= 108 mm.); Mss. 3 ex. — Coll. Lk. Genève: néant (= *Patella umbellata* Gmel.).

Umbrella mediterranea Lk., p. 343, n° 2; golfe de Tarente; taille plus petite que *U. indica*; mon cabinet; Mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève: néant.

Emarginula rubra Lk., vol. 6, 2e part., p. 7, n° 2; mers d'Europe; mon cabinet; très petite coquille; Mss. 2 ex. — Coll. Lk. Genève: 2 ex. accompagnés d'une étiquette de LK « emarginula rubra »;

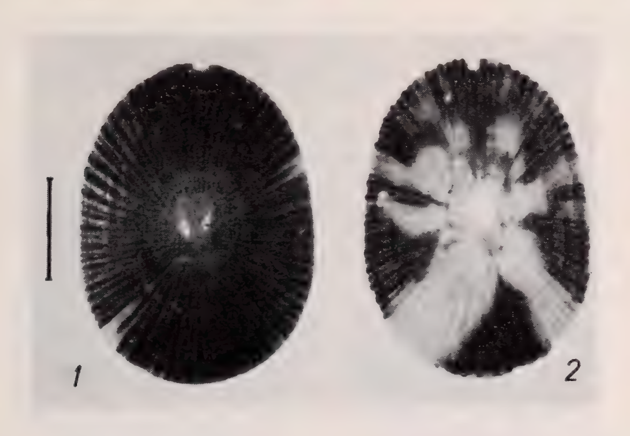


FIG. 12

taille 13 × 9½ × 5 mm. et 13 × 9½ × 4 mm., le premier ex. **(fig. 12, n° 1)**, assez solide, opaque, blanc, sauf dans la région apicale; il est figuré par DELESS., pl. 23, fig. 1 *a-d*; la fig. 1c et montre un apex beaucoup trop proéminent. Il est uniformément couleur lie de vin à l'extérieur, sauf deux rayons blancs incomplets. Le second **(fig. 12, n° 2)**, moins adulte, fragile, montre de larges rayons blancs

au nombre de 6 ou 7. L'ornementation se compose d'environ 114 côtes radiales, alternativement proéminentes et plus faibles, couvertes de petites granulations arrondies, sans connexion avec leurs voisines latérales; la coquille n'est donc pas cancellée. La fissure marginale a environ 1 mm. de profondeur. L'apex, penché en arrière, est subcentral. SOWERBY, PILSBRY (vol. 12, p. 264) ainsi que THIELE, *Syst. Conch. Cab.*, 2e édit., p. 91, pl. 11, figs. 3-4, considèrent, je pense avec raison, qu'il s'agit d'un synonyme d'*Emarginula fissurata* Chemn., *Syst. Conch. Cab.*, 1re édit., pl. 197, figs. 1929 et 1930, qui provient des Philippines; l'indication de LK.: Mers d'Europe, est donc probablement inexacte.

Fissurella crassa Lk., p. 11, nº 3; habitat ?; mon cabinet; taille 2 p. 9 l. (= 74 mm.); Mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève: 1 ex. de 73 × 43 × 18 mm., longueur de la perforation, en forme de trou de serrure évasée vers l'extérieur, 11 mm. La coquille est fortement corrodée extérieurement; on aperçoit des lignes de croissance concentriques vers le bord externe seulement. Péristome arrondi brun; marge intérieure aplatie, blanche, porcelanée jusqu'à la limite de l'empreinte musculaire rugueuse, jaunâtre; partie centrale intérieure d'un blanc violâtre, lisse en arrière et fortement marquée de sillons simples sur les bords et arborescents dans les ⅔ antérieurs. La perforation est circonscrite par un large bourrelet calleux couleur crème, limité par de petites cavités en trous d'épingles. Posée sur un plan, la coquille ne repose que sur les extrèmités. C'est l'exemplaire fidèlement figuré par DELESS., pl. 24, fig. 6 *a-c* et par CHENU, *Illustr.*, pl. 1, fig. 6 *a-c*. La coquille est marquée à l'intérieur d'une inscription de LK « f. crassa » et accompagnée d'une étiquette de la main de sa fille.

Fissurella cayenensis Lk., p. 12, nº 6; mers de la Guyane; mon cabinet; taille 18 l. (= 42½ mm.); Mss. 5 ex. typiques et 1 ex. *var. B.* — Coll. Lk. Genève: 3 ex. typiques, respectivement de 39 × 24 × 27½ mm.; 25 × 18 × 12½ mm. **(fig. 13, nº 2)**; 21½ × 14 × 9½ mm. **(fig. 13, nº 1)**; la *var. B.* n'est plus dans la coll. Lk.; les ex. sont accompagnés d'une étiquette de R. LK. C'est le plus grand échantillon qui a été figuré par DELESS., pl. 24, fig. 5 *a-c*, et par CHENU, pl. 1, fig. 5 *a-c*. Ces figures donnent une

idée très exacte de l'ex., un peu usé. L'ornementation, sauf dans la partie la plus jeune de la coquille, n'est pas cancellée, mais plutôt imbriquée. Le nombre des côtes radiaires est de 86 à 90 chez les 3 ex. La perforation est située sur le côté postérieur, très près de l'apex, sans pourtant l'atteindre. Vue intérieurement, cette perforation est accolée à une petite fossette qui correspond à l'apex. Extérieurement, la coquille est d'un blanc jaunâtre uniforme; intérieur brun clair, du moins en ce qui concerne le plus grand ex. Le bord est légèrement crénelé, et le plan de l'ouverture fortement concave. PILSBRY (vol. 12, p. 212, pl. 61, figs. 24, 25) place l'espèce lamarckienne en synonymie de *Glyphis (Diodora) alternata* Say, de la Mer des Caraïbes.

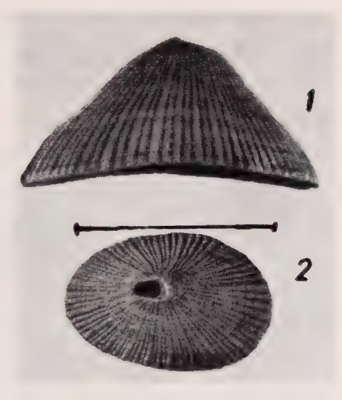


FIG. 13

Fissurella lilacina Lk., p. 12, nº 7; mers de la Guyane; mon cabinet; taille 11½ lignes (= 25 mm.); Mss. 3 ex. — Coll. Lk. Genève:

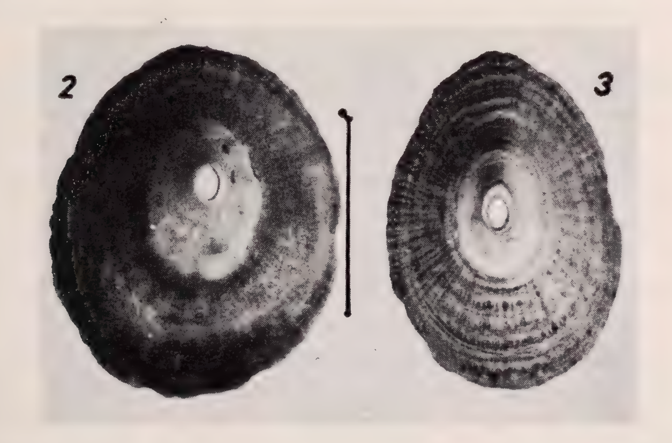


FIG. 14

3 ex., nº 1: 25½ × 19½ × 10 mm.; nº 2 **(fig. 14, nº 2)**: 23½ × 19½ × 8 mm. (ex. figuré par DELESS., pl. 24, fig. 9 *a-c*); nº 3 **(fig. 14, nº 3)**: 22 × 15 × 7½ mm. Les auteurs qui ont mentionné

cette espèce sont peu nombreux, DESH., *Encycl.*, vol. 2, p. 137; JAY, *Cat. of Shells*, p. 106; PAETEL, vol. I, p. 584, ap. JAY (habite le Chili); en outre COSTA, *Catal.*, Taranto, 1838, Acad. Napol., p. 42, pense que l'espèce lamarckienne est la même que celle du Golfe de Tarente. PILSBRY, vol. 12, p. 170, considère l'espèce de COSTA comme un synonyme de *nubecula* L. de la Méditerranée et de la côte atlantique nord africaine. Si l'on examine les 3 ex. de LK. on est amené à penser que l'ex. figuré par DELESS. fait probablement partie d'une espèce différente des deux autres échantillons. Ces derniers me semblent devoir être des *lilacina* Costa, tandis que l'ex. figuré est beaucoup plus élargi et aplati. La marge intérieure est tachée sur 1 mm. d'une bordure alternativement brun foncé et blanc; l'intérieur est blanc verdâtre. A l'extérieur la région périapicale est blanche, tout le reste est brun violacé foncé, par place presque noir. La sculpture, voisine de celle de *lilacina* Costa, est cependant sensiblement moins accentuée. La perforation, reportée un peu vers l'avant, est faiblement cruciforme. Dans sa figure, DELESS. a fortement exagéré l'anneau brun qui cercle l'apex, sa reproduction est du reste assez inexacte pour qu'il soit utile de donner une photographie. L'ex. porte intérieurement des restes d'inscription de LK. probablement; en outre, une étiquette R. LK. accompagne les 3 coquilles.

Fissurella rosea Lk., p. 12, nº 8; mers de la Guyane; mon cabinet; taille 1 p. (= 27 mm.); Mss. 5 ex. [= ? *Patella rosea* Gmel.]. — Coll. Lk. Genève: 2 ex. **(fig. 15)** accompagnés d'une étiquette de LK. « fiss. rosea, de Cayenne », taille respect. de 27 × 18½ × 10 env. (sommet brisé) et 22½ × 18 × 8½ mm.; longueur de la perforation 1½ mm., celle-ci est intérieurement circonscrite par un bourrelet rosâtre bien délimité et légèrement tronqué en avant. L'intérieur est d'un blanc verdâtre tout autour de l'empreinte musculaire. Le premier ex. montre une grande zone aréale blanche, de 21 mm. et le second ex. de 18½ mm. La couleur externe est lie de vin, indistinctement répartie en rayons; autour du foramen une zone annulaire de 4-6 mm. Le sommet est jaunâtre avec des macules radiaires violettes. Le foramen du nº 2 montre un anneau périphérique rose. La sculpture se compose d'environ 66 côtes radiaires atténuées et bosselées par les lignes d'accroissement. Le bord est arrondi, la crénelure, qui existe chez

les individus frais, est ici imperceptible. DESH., *An. s. Vert.*, 2e édit., vol. 7, p. 595, estime que les deux premières citations synonymiques de LK. soit : LISTER, pl. 529, fig. 22 et MART. et CHEMN., édit. I, fig. 105, se rapportent à des espèces différentes, ce qui est surprenant. Par contre, les figures citées ne ressemblent pas aux ex. de LK., tout au moins dans leur état actuel. PILSBRY, vol. 12, p. 166, met en synonymie la *Fiss. rosea* Lk. avec celle de Gmel mais non pas avec celle de PHIL. de la Sicile, il la cite de la Guyane, de Rio de Janeiro et de Costa-Rica. Pour lui, il y a une différence nette entre *Fiss. rosea* Gmel. et Lk. des Indes occident. et *Fiss. nubecula* Lin. = *lilacina* Costa et Lk. pro parte ? = *rosea* Phil. non Gmel. de la Méditerranée et de la Côte occid. nordafricaine. Chez cette dernière le foramen est plus grand et la costulation plus indistincte (p. 171).

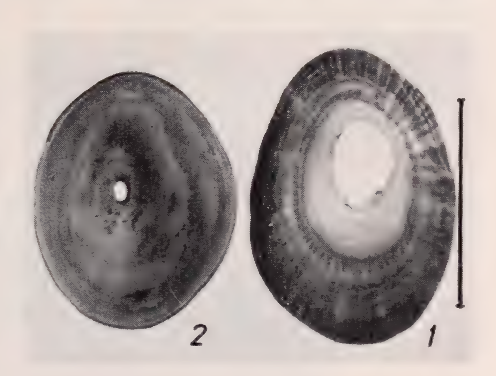


FIG. 15

Fissurella radiata Lk., p. 13, nº 10; océan des Antilles ?; mon cabinet; taille 1 p. environ (= 27 mm.); Mss. 5 ex. — Coll. Lk. Genève: 6 ex. avec une étiq. R. LK.; par suite d'une erreur ou d'un mélange, 2 des ex. (25 × 2½ et 16 × 11½ × 5 mm.) sont sans erreur possible des *nimbosa* L. [1] Les dimensions des 5 ex. sont les suivantes **(fig. 16, nº 1)**: 24½ × 16 × 7½, foramen 3 mm; **(fig. 16, nº 2)**: 24½ × 15 × 7; **(fig. 16, nº 3)**: 21 × 13 × 6; **(fig. 16, nº 4)**: 18 × 10 × 4½ mm.; enfin, l'ex. mentionné dans la note infrapaginale, de forme plus haute et de perforation plus allongée: **(fig. 16, nº 5)**: 23½ × 16 × 8½ mm. La forme est nettement ovoïde, les bords sont irrégulièrement crénelés par l'extrêmité des côtes principales, au nombre de 40 environ, les autres, plus faibles,

[1] De *Fiss. nimbosa* Lk., donne pour sa collection 5 ex. que nous possédons, mais il se trouve que parmi ceux-ci 3 sont typiques; des 2 autres 1 est un *Glyphis viridula* Lk., avec sa couleur et sa sculpture caractéristique, l'autre est probablement un *radiata* Lk.; ce qui rétablit le nombre de 5 *radiata* et 5 *nimbosa*.

sont en nombre à peu près égal, leur surface est couverte de petites nodosités obsolètes, faiblement imbriquées chez les jeunes. La couleur est d'un rouge carmin uniforme, avec des rayons blancs qui convergent vers le foramen cerclé de blanc également. La teinte

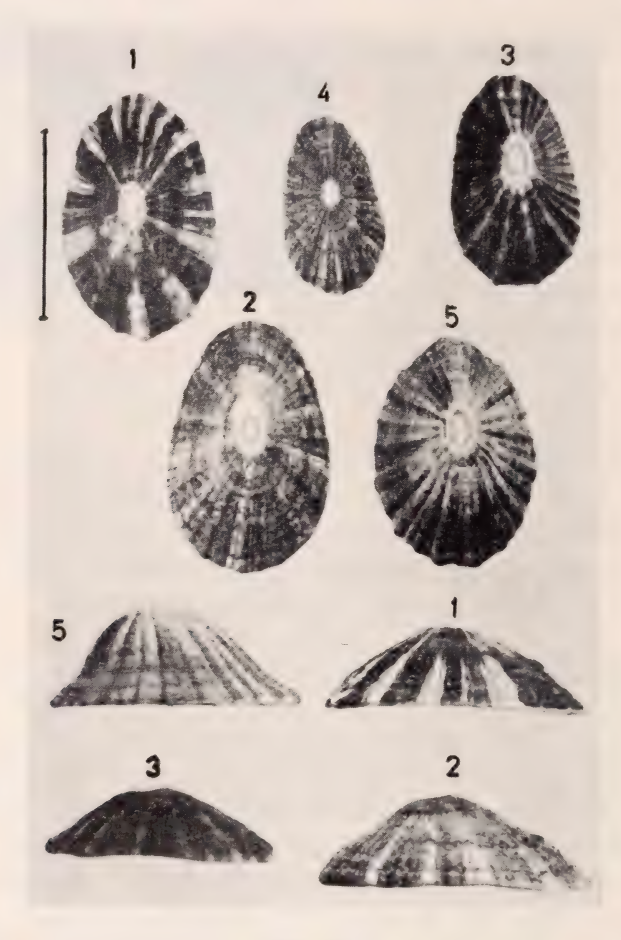


Fig. 16

peut être répartie le long des côtes en zones alternativement plus ou moins foncées, dans ce cas le caractère radiata est beaucoup moins apparent. L'intérieur est vert d'eau et blanc sur la zone aréale; foramen bordé d'un bourrelet blanc, légèrement tronqué vers l'apex. L'individu de $24\frac{1}{2} \times 15 \times 7$ mm. ressemble beaucoup aux figures données par Lister, pl. 529 et Martin et Chem.,

1re édit., pl. 12, fig. 105. Les figures de PILSBRY, vol. 12, pl. 62, figs. 19-21 et pl. 60, figs. 80-81 de *Fissurella rosea* Gmel. et *rosea var. sculpta* Pils. sont aussi très voisines de l'ex. de LK. (nº 2).

Fissurella viridula Lk., p. 13, nº 11; habitat ?; mon cabinet; diam. longit. 9 l. (= 20¼ mm.); Mss. 3 ex. — Coll. Lk. Genève: avec une étiquette R. LK., 3 ex.; nº 1 **(fig. 17, nº 1)**: 20½ × 14 × 7; nº 2 **(fig. 17, nº 2)**: 18½ × 14 × 5½; nº 3 **(fig. 17, nº 3)**: 15 × 11 ×

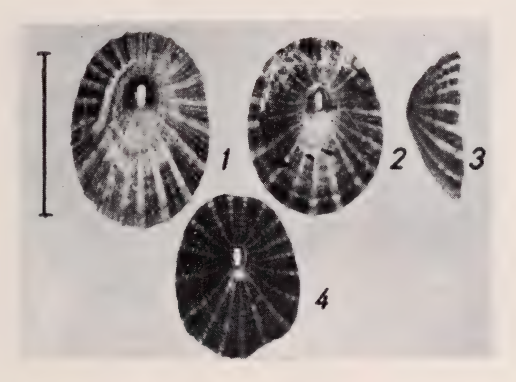


FIG. 17

5 mm. C'est le second ex. qui a été figuré par DELESS., pl. 24, fig. 1 *a-d*, mais d'un vert beaucoup trop tendre. L'ornementation se compose d'environ 25 côtes principales blanches, munies de nodosités allongées; entre chacune de ces côtes se trouve un second réseau de 3 côtes plus faibles, d'un vert olivâtre, recouvertes de nodosités arrondies. Le foramen, dirigé obliquement vers l'avant, est cerclé extérieurement d'une zone d'un bleu verdâtre, s'irradiant à l'intérieur jusqu'au bord du bourrelet. L'intérieur de la coquille est coloré alternativement de secteurs blancs et olivâtres. Le bord est crénelé. Chez certains individus, les jeunes en particulier, la coquille prend une apparence cancelée grâce à la netteté des lignes d'accroissement. Parmi les *Fiss. nimbosa* L. (Lk., p. 10, nº 2) que LK. dit posséder au nombre de 5 ex. se trouvait incontestablement un ex. de *viridis* Lk. c'est celui qui est figuré seul dans la **fig. 17, nº 4.** PILSBRY, vol. 12, p. 226, pl. 62, figs. 22-25, donne comme habitat pour *Glyphis viridula* (Lk.) Saint-Thomas, la Jamaïque et les Indes occidentales.

Fissurella hiantula Lk., p. 14, nº 12; mer des Indes; mon cabinet; taille 13½ l. (= 30¼ mm.); Mss. 3 ex. — Coll. Lk. Genève: 3 ex. avec une étiq. R. Lk. « *fiss. hiantula*, Born. Mus. vign. p. 414, fig. f. » Ces 3 ex. **(figs. 18, nº 1-3)** ont respect. les dimensions suivantes, données avec quelques détails, nº 1: 31 × 18, hauteur prise dans le sens de l'axe transversal du foramen 8 mm., hauteur prise dans l'axe longitudinal du foramen 5½ mm., longueur du foramen 4½ mm., largeur 2½ mm., distance entre le bord antérieur



Fig. 18

du foramen et le bord antérieur de la coquille 12 mm., distance entre les bords postérieurs 14 mm.; nº 2: 28 × 19½, hauteur dans l'axe transversal 10 mm., dans l'axe longitudinal 5½ mm., longueur du foramen 5 mm., largeur 3 mm., distance des bords antérieurs du foramen et de la coquille 10 mm.; même mesure mais postérieure, 12 mm.; nº 3: 37 × 22, hauteur dans l'axe transversal 10 mm. et 4½ mm. dans l'axe longitudinal, foramen 9 mm. de long et 4½ de large. Les deux premiers ex. sont extérieurement d'un roux lilas, comme le dit Lk. sans zones radiaires foncées sensibles, mais plus claires vers l'apex. Leur ornementation se compose de côtes radiaires obsolètes très nombreuses, environ 120-130, légèrement bosselées par les lignes d'accroissement. Le nº 3, par contre, dont la couleur de fond est la même, montre des zones radiaires très marquées, au nombre de 20 environ, d'un noir violet. L'ornementation concentrique est sensiblement plus grossière, formant même des bourrelets bien marqués. A l'intérieur les 3 ex. sont uniformément blanc jaunâtre. Le bord marginal intérieur montre un bourrelet luisant. Le foramen est bordé intérieurement

d'un callus blanc de 2 mm. de large, faiblement tronqué en arrière. Des indications ci-dessus il résulte d'une façon évidente que l'étiquette manuscrite de R. Lk. renvoyant à Born, p. 414, fig. f, ne peut pas s'appliquer aux ex. de la Coll. Lk. Il s'agit probablement d'une erreur d'appréciation de R. Lk. A ce moment là Lk. était déjà aveugle, il le dit à la 2e page de l'avertissement du vol. 6, première partie [1].

Cette erreur est évidente lorsqu'on compare les Types de Lk. aux figures citées de Born, de Reeve, *Conch. Icon.*, nº 39 et surtout de d'Orbigny, *Voy. Amér. mér.*, pl. 63, figs. 5-10. Cette fig. 10 (*Fissur. megatrema* Orb.) montre une coquille à très grande perforation, de forme très deprimée et dont le plan d'ouverture est peu concave. Adams, *Genera*, pl. 51, fig. 4*a*, donne bien la figure du véritable *hiantula* Lk. par contre, son renvoi à la fig. 4, tirée de d'Orb. et concernant *F. megatrema* (= *aperta* Sow. et Gray) est inexacte. La fig. 36 de Reeve par contre, ainsi que sa remarque relative à l'erreur de Lk. sont très justes. En admettant que les ex. de Genève soient bien les Types de Lk., ce dont je n'ai pas la preuve absolue, il s'agit de rétablir cette synonymie si controversée. *Fissurella hiantula* Lk. est synonyme de *Megatebennus (Amblychylepas) scutellum* (Gmel.) mais n'a rien de commun avec *Fissurellidea megatrema* Orb., *Fissur. hiantula* Mart. et Ch. (1re édit., pl. 229, figs 4058-59), *Fiss. aperta* Sow. et Gray, in Reeve nº 39 et *Fiss. hiantula* Lk. in Pilsbr., (vol. 12, p. 179, pl. 43, figs 89-93). Le Musée de Genève possède des *Fiss. scutellum* Gmel. de Jeffreys Bay, S. Afr., qui se confondent absolument avec le premier ex. de Lk. et des *Fiss. nigrita* Sow. d'Australie, qui sont également très semblables, à part la teinte plus foncée.

Le nº 2 est plus trapu et plus haut, mais l'ornementation et surtout la couleur sont semblables au nº 1. Il se rapprocherait de *Fiss. javanicensis* Lk. (= *trapezina* Sow.). Le nº 3, par contre, avec sa taille qui dépasse celle donnée par Lk., possède un genre d'ornementation et de coloration assez différent [2]. L'habitat est probablement sudafricain.

---

[1] « Les oscabrions et les patelles ont eu à supporter les imperfections de mes moyens » (p. VI) puis pp. 320 et 335.

[2] Il est surprenant que Chenu (*Illustr.* 1847, pl. I, fig. 15) qui était conservateur de la Coll. Deless et Lk. ait reproduit la même erreur que les auteurs précédents. L'espèce qu'il nomme *hiantula* Lk. est un *aperta* Sow.; alors que dans son Manuel de Conch., fig. 2778, il donne sous le nom de *hiantula* Lk. la reproduction de l'ex. décrit sous nº 3 de la Coll. Lk.

Fissurella pustula Lk., p. 14, nº 13; Océan Indien, etc.; mon cabinet; diam. long. 9 l. environ (= 20¼ mm.); Mss. 2 ex. — Coll. Lk. Genève: une étiquette R. Lk. accompagnant 2 ex., nº 1 **(fig. 19, nº 1)** 20¼ × 18 × 2½ mm. (haut. dans l'axe longit.) et 4½ mm. dans l'axe transver.; distance entre les bords antérieurs du foramen et de la coquille, 5 mm., et 15 mm. entre les bords postérieurs; nº 2 **(fig. 19, nº 2)** 18½ × 15 × 2½ mm. (haut. longit.) et 5 mm. haut. transv.; dist. antér. des bords 5 mm., dist. post. 12 mm.



Fig. 19

La forme est elliptique, légèrement tronquée en avant. Ornementation formée de côtes radiales aplaties, au nombre de 50-60, avec des nodules obsolètes. Le foramen, légèrement cruciforme, est cerclé d'un anneau rose vif qui s'étend un peu sur le début des côtes. L'extérieur est jaunâtre, le bord est crénelé sur tout le pourtour. Intérieurement il y a un faible bourrelet à la limite de l'empreinte musculaire; le bourrelet entourant le foramen est rose, le reste est d'un blanc pur.

Lk. renvoie à *Patella pustula* L., que Pilsbry, vol. 12, p. 177, considère comme un *Glyphis* non reconnaissable. La nomenclature actuelle fait de l'espèce lamarckienne le Type de *Fissurella (Clypidella) pustula* (Lk.) provenant des Indes occidentales.

Fissurella fascicularis Lk., p. 14, nº 14; habitat ?; mon cabinet; diam. 7 l. (= 15¾ mm.); Mss. 2 ex. — Coll. Lk. Genève: 1 étiquette R. Lk. avec 2 ex. **(fig. 20)**; nº 1: 15¾ × 12 × 5 mm. (haut.

ds. l'axe transv.), 3 mm. dans l'axe longitudinal, distance entre les bords antérieurs 6 mm., et 7½ mm. entre les bords postérieurs; nº 2: 21 × 15 × 5½ mm. (haut. transv.), 3 mm. haut. longit.

La forme est ovale pour le nº 1, sans troncature antérieure; l'ornementation se compose de 50 côtes radiales, larges, faiblement noduleuses; la coquille montre des secteurs rouge carmin, surtout sur la périphérie du foramen. Cette couleur devient d'un brun violet foncé vers l'extérieur. Le bord est très peu crénelé, lisse

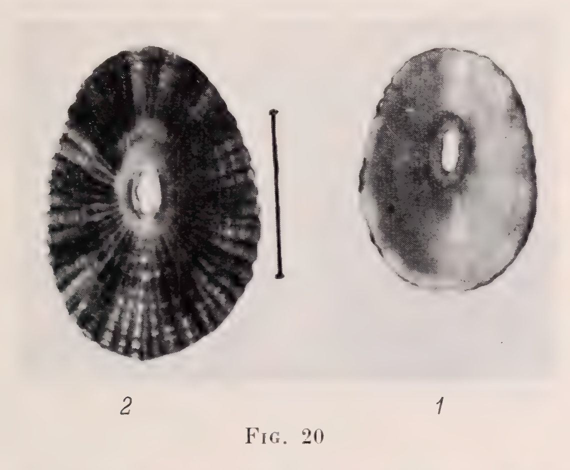


Fig. 20

intérieurement. Foramen faiblement cruciforme, cerclé d'un bourrelet liseré de rose vif. L'intérieur est blanc, laissant transparaître faiblement les zones foncées externes. Le nº 2 montre 55 côtes plus fortes (l'ex. étant moins usé) avec des nodules imbriqués surtout en arrière. La coloration est presque semblable à l'exemplaire nº 1, par contre, le bord externe est nettement crénelé ainsi que tout le pourtour du bord interne. C'est ce nº 2 qui est exactement figuré par Deless., pl. 24, fig. 4 et par Chenu, pl. 1, fig. 4. Par contre, c'est le nº 1 qui a servi à Lk. pour sa mensuration et sa remarque: « le bord interne semble entier ». L'ex. nº 2 a le bord plus relevé en avant qu'en arrière, particularité non visible sur l'ex. nº 1. Pilsbry, vol. 12, p. 177, place l'espèce dans les *Fissurella (Clypidella) fascicularis* (Lk.). Provenance Porto-Rico et Jamaïque.

Fissurella javanicensis Lk., p. 14, nº 15; côtes de Java, M. Leschenault; mon cabinet; diam. long. 8½ l. (= 19 mm.); Mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève: avec une étiquette de R. Lk.; 1 ex.

(fig. 21) de $19\frac{1}{2} \times 15\frac{1}{2} \times 11\frac{1}{2}$ mm. (haut. dans l'axe transv.) et $4\frac{1}{2}$ mm. dans l'axe longit., long. du foramen 5 mm., larg. $2\frac{1}{2}$ mm., dist. antérieure entre le bord du foramen et celui de la coquille $6\frac{1}{2}$ mm., même mesure prise postérieurement $9\frac{1}{2}$ mm. L'ex. est figuré par Deless., pl. 24, fig. 8, d'une façon peu satisfaisante, surtout la face interne. D'après cette figure, Pilsbry, vol. 12, p. 188, a tiré la conclusion qu'il s'agissait d'un individu jeune. L'ex. donne plutôt l'impression d'être parfaitement adulte et presque gérontique, grâce à son très fort bourrelet interne, parti-

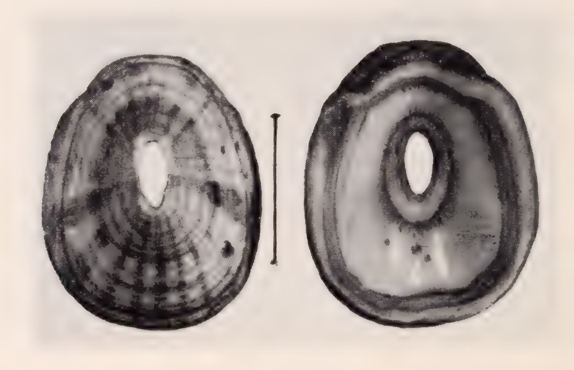


Fig. 21

culièrement marqué en avant où il ne suit pas le bord de la coquille, restant à l'intérieur et formant un repli dont parle Lk. La forme générale est régulièrement ovalaire, sauf une légère troncature en avant. L'ornementation se compose de très nombreuses côtes radiales minuscules, coupées par les multiples lignes d'accroissement. Le fond de la coquille est d'un fauve très clair sur lequel on remarque environ 20 rayons plus foncés. L'intérieur de la coquille est blanc avec un fort bourrelet interne. Dans le type lamarckien, le bord interne antérieur semble avoir été libre de toute adhérence avec l'animal, car ce liseré n'est pas porcelané et brillant. Cette particularité se remarque également, mais plus faiblement sur un individu d'Australie provenant d'un achat Sowerby. Le foramen est irrégulièrement cruciforme, biseauté aux extrémités. Pilsbry, vol. 12, p. 188, a crée pour les espèces voisines, dans le genre *Megatebennus*, la section *(Amblychilepas)* dans laquelle entre aussi *Fiss. hiantula* Lk. = *scutellum* Gmel. Pour l'espèce de Lk. décrite

ci-dessus, Pilsbry a préféré retenir le nom de *trapezina* Sow. plutôt que *javanicensis* Lk. pour les deux raisons que l'espèce ne vit probablement pas à Java et que l'individu décrit devait être jeune. J'ai dit ci-dessus ce que je pensais du second de ces motifs; quant au premier il ne me semble pas valable. L'espèce devrait donc conserver son nom de *Megatebennus (Amblychilepas) javanicensis* (Lk.). De provenance australienne et peut-être aussi sud-africaine.

Fissurella depressa Lk., p. 15, nº 16; océan Indien; mon cabinet; diam. long. 9 l. (= 20... mm.); Mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève: aucune trace de cette espèce n'a été retrouvée. Gray, qui semble l'avoir examinée autrefois dans la collection Lk. l'a considérée comme un jeune et mauvais individu de *Fiss. crassa* Lk. (ap. Sow., *Conch. Ill.*, nº 3 et Desh., *An. s. vert.*, 2ᵉ édit., vol 7, p. 598).

Fissurella peruviana Lk., p. 15, nº 17; côtes du Pérou. Mrs. Humboldt et Bonpland; mon cabinet; diam. long. 15½ l. (= 35 mm.); Mss. 2 ex. — Coll. Lk. Genève: avec une étiq. de Lk. « côtes de Truxillo, mer du Sud. Bonplan » et une de R. Lk. « fissurella peruviana », 2 ex. nº 1 (**fig. 22, nº 1**): de 35 × 28 × 12 mm., distance entre le bord postérieur de la coquille et du foramen 23 mm.; même mesure antérieure 17 mm. C'est l'ex. mesuré par Lk. et figuré par Deless., pl. 24, fig. 7 *a-c* et Chenu, pl. 1, fig. 7 *a-c*. Dans cette coquille, toute la partie périapicale corrodée et encroûtée a perdu son ornementation et sa couleur. La base est couverte d'environ 80 côtes alternativement fortes et faibles, couvertes de nodosités imbriquées dont le dernier rang donne à la coquille un bord crénelé; ces côtes sont ornées de fascies radiaires, lie de vin foncé ou brunes. Bord péristomien muni d'un liseré foncé. Le reste de la surface interne est blanc porcelané. L'impression musculaire est étroite. Le foramen, légèrement penché vers l'avant, est entouré d'un large bourrelet en arrière. Nº 2 (**fig. 22, nº 2**): 30 × 25 × 16 mm. (dist. entre les bords antér. foramen-coquille), même mesure postérieure 23 mm. C'est un ex. beaucoup plus conique, à ovale plus aigu aux extrémités. L'ornementation est malheureusement très masquée par des incrustations. Couleur lie de vin autour de l'apex, se muant en brun verdâtre vers les bords. L'intérieur est semblable au nº 1, cependant le bourrelet entourant le foramen est entier. De nombreux ex. de cette espèce (dans la Coll. Deless.) montrent tous

une forme conique voisine du nº 2, mais surtout une coloration rouge foncé avec environ 18 fascies radiales presque noires. L'ex. nº 1, mesuré par Lk. serait donc une exception par sa forme déprimée, par ses côtes à nodules plus forts et imbriqués et par son bourrelet périapical tronqué à l'arrière. Pilsbry, vol.12, p. 155, a déjà fait cette remarque, aussi rejette-t-il de *peruviana* Lk. la figure donnée par Deless., pl. 24, fig. 7, laquelle représente bien,

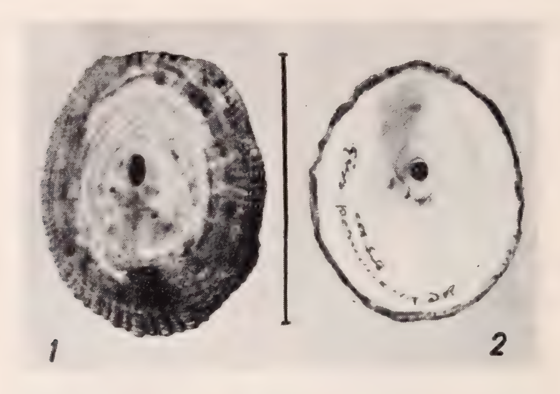


Fig. 22

pour autant qu'on puisse l'affirmer, l'ex. que Lk. considérait comme son Type. Vu l'état défectueux de cet ex. il est difficile de se prononcer sur la question de savoir si c'est bien un *peruviana* dans le sens accepté par les auteurs en général, ou bien une variété, un cas tératologique, ou bien encore une espèce différente.

Fissurella gibberula Lk., p. 15, nº 18; habitat ?; mon cabinet; diam. longit. 4 l. environ (= 9 mm.); Mss. 2 ex. — Coll. Lk. Genève: avec une étiq. de R. Lk., 2 ex. **(fig. 23).** Nº 1: 9 × 6 × 3 mm.[1] haut. dans l'axe transv. et 3½ dans l'axe longit., dist. entre les bords postér. foramen-coquille 7½, même mesure antér. 2½, longueur foramen 1½ mm., largeur env. ½ mm., légèrement cruciforme. La limite antérieure de l'impression musculaire s'arrête à la hauteur du centre de la perforation, formant un fer à cheval très ouvert. Foramen entouré d'un large bourrelet entier. Orne-

[1] Il est entendu que dans les dimensions données, la première est toujours la longueur ou le diam. max., la seconde la largeur ou le diam. min., la troisième la hauteur spécifiée soit dans l'axe longit. soit dans l'axe transv. Ceci pour le cas ou le plan de l'ouverture est concave ou convexe.

mentation extérieure composée d'environ 82 côtes radiaires, rendues finement granuleuses par l'intersection des lignes d'accroissement. Le nº 2 a presque exactement mêmes caractères et mêmes



Fig. 23

dimensions. La couleur est blanche, légèrement jaunâtre extérieurement et blanc pur à l'intérieur. Le bord de l'ouverture est finement crénelé et son plan nettement concave. Ce qui frappe avant tout c'est la forme gibbeuse très renflée de la portion postérieure jusqu'au foramen, et celle presque verticale de la face antérieure. Le foramen est nettement incliné en avant. La figuratiôn de Deless., pl. 24, fig. 2, montre une coquille insuffisamment gibbeuse et un foramen trop central. Les auteurs ont, à mon avis, méconnu l'espèce de Lk. Les renvois aux figures de Reeve, nº 118, 119, et Bucq., Dautz. et Dollfus, pl. 54, figs. 1-4, me semblent inexacts; ces dernières figures rapprochées avec raison de *Fissurella graeca* L. n'ont pas de rapports avec les ex. de Lk. Dans Pilsb ., vol. 12, p. 221, pl. 36, figs. 21-24, la fig. qui se rapproche le plus est celle citée de Philippi, *Moll. Sicile*, pl. 7, fig. 6 (*Fissur. gibba* Ph.). Par contre, les descriptions et les figures de Dunker, *Index Moll. Guinée*, 1853, p. 37, pl. 7, figs. 13-15 et 23-25 (*Fiss. philippiana et menkeana* Dunk.) correspondent remarquablement bien avec les ex. lamarckiens de *Fiss. gibberula*. Il s'agirait de rétablir la synonymie de la façon suivante: *Glyphis gibberula* (Lk.) = *philippiana* Dkr. = *menkeana* Dkr. La provenance, ignorée de Lk., serait

alors probablement la côte de Guinée ou d'Angola, plutôt que la Méditerranée. D'après Bucq., Dautz., *Moll. Rouss.*, p. 445. Récluz ayant examiné les ex. de Lk. les dits usés mais très voisins de *Fiss. gibba* Phil. Ceci est exact pour un des ex. dans lequel il est difficile de compter le nombre des côtes. L'autre ex., bien que faiblement usé en arrière du foramen, montre une gibbosité beaucoup plus accusée. Les couleurs vives, décrites par Philippi, ne se retrouvent nullement chez les ex. à peine rosés de Lk. Pilsbry (vol. 12, p. 223) a fait remarquer également la ressemblance frappante de *Fiss. arcuata* Sow. *Thes. Conch.*, pl. 242, fig. 163-164, des Antilles, avec la forme la plus gibbeuse de Lk.

Fissurella minuta Lk., p. 15, nº 19; habitat ?; mon cabinet; diam. long. 3½ l. (= 9 mm.); Mss. 10 ex. — Coll. Lk. Genève: avec une étiq. R. Lk. 5 ex. **(fig. 24)** respect. 7½ × 4 × 2½ mm (haut. ds. l'axe transv.), dist. post. foramen-coquille 6 mm, même mesure



Fig. 24

ant. 3 mm.; 8 × 4¾ × 2¼ mm. (haut ds. l'axe tranv.), dist. post. foramen-coquille 5 ½ mm., même mesure ant. 3 mm.; 8 × 4½ × 2; 7½ × 4 × 2¼ mm.; 6 × 3 × 1½ mm. Tous ces ex. ne montrent presque pas de variations entre eux, exception faite de la taille en rapport avec l'âge. Le foramen mesure 1½ mm. de long chez les plus grands ex. et ¾ mm. de large environ; il est légèrement cruciforme, biseauté vers la surface. L'ornementation est composée de 70 côtes radiales, alternativement plus fortes et plus faibles;

sur le pourtour du foramen on n'en compte plus guère que 20. Elles sont couvertes de granulations arrondies, brillantes, très régulières, alignées en rangées concentriques sur 23 zones d'accroissement environ; formant un admirable réseau cancellé. La coquille est d'un blanc d'albâtre, avec 8-10 zones d'un brun très foncé qui se résolvent en filets noirs n'intéressant qu'une seule côte à la fois. Ces filets bruns s'interrompent parfois par le bas ou par le haut sur la même côte. Le péristome est très finement crénelé extérieurement et intérieurement; son plan est nettement concave d'avant en arrière; la cavité de la coquille est blanche, d'apparence soyeuse avec les zones brunes externes transparaissant un peu. La limite de l'impression musculaire dépasse en avant la perforation. Le bourrelet autour du foramen est large, nettement tronqué en arrière par une fossette peu distincte. Il est difficile de désigner quel est l'ex. figuré par Deless., pl. 24, fig. 3. Cette reproduction est très satisfaisante, sauf pour la fig. 3^c^ qui ne mentionne pas la troncature du bourrelet entourant le foramen. Pilsbry, vol. 12, p. 224, fait remarquer que l'opinion émise par Desh. (*An. s. vert.*, 2e édit., vol. 7, p. 599, en note) prétendant que l'espèce de Lk. n'est pas la même que celle admise par les auteurs en général, n'est probablement pas exacte. Si l'on examine la fig. n° 121*b* de Reeve de *Fissurella gemmulata*, on voit que les fascies radiaires brunes sont trop compactes, c'est également le cas pour la fig. 16 de Sow., *Conch. Illust.* Il serait difficile par contre de voir une différence entre la fig. 121*a* de Reeve et n'importe lequel des ex. de Lk. Selon Pilsbry, il s'agit de *Glyphis minuta* (Lk.) = *Fiss. gemmulata* Sow. D'après Wenz (*Handb. d. Palaeozool.*, Bd. 6, Gastrop., p. 183), le genre *Glyphis* de Carpenter datant de 1857, doit être remplacé par *Diodora* Gray, de 1821.

Pileopsis intorta Lk., p. 18, n° 3; habitat ?; mon cabinet; dimensions?; Mss. 4 ex. — Coll. Lk. Genève: avec une étiq. R. Lk. 4 ex. **(fig. 25)**. N° 1: alt. tot. 20 mm., alt. apert. 14 mm., lat. apert. 12 mm., hauteur de la coquille posée sur son ouverture 10 mm. Spire dextre formant 1½ tour, mais probablement privée de ses tours embryonnaires, blanche, épaisse, grossièrement cerclée de 4-5 bourrelets. L'ornementation consiste en côtes radiales généralement jumelées, séparées entre chaque paire par un sillon étroit et profond, barré par de petites lignes d'accroissement. Entre les

côtes de la même paire se trouvent des épaississements qui produisent des espaces scalariformes très réguliers, formant de petites aréoles quadrangulaires. Il y a environ 65 côtes longitudinales soit doubles soit simples, car le jumelage des côtes est moins net sous la spire. Lorsque l'épiderme est conservé, il est brun clair, soulevé de bas en haut en petites lanières piliformes. Nº 2: alt. tot. 18 mm., alt. apert. 14 mm., lat. apert. 13½ mm. Spire d'un peu plus de 2 tours; l'ornementation est semblable au nº 1, cependant les côtes antérieures sont parfois groupées par 2, par 3, ou même par 4. Leur nombre est plus élevé, le bord externe est très finement crénelé, l'intérieur est lisse, blanc d'albâtre, translucide. L'impression musculaire est en fer à cheval très ouvert. Nº 3: alt. tot. 15 mm., alt. apert. 11 mm., lat. apert. 10½ mm. Le sens dextre de l'enroulement est plus difficile à saisir, car en partageant l'ouverture par un plan vertical on obtient deux moitiés presque symétriques, sauf pour les deux très petits tours embryonnaires situés à droite du plan et dans un axe divergeant. Nº 4: alt. tot. 13 mm., alt. apert. 9 mm., lat. apert. 8½ mm. C'est l'ex. le moins usé, il se compose d'environ deux tours, dont un pour la spire embryonnaire, il est couvert de 70 côtes radiaires, dont la plus longue porte environ 40 nodosités arrondies, du bord externe jusqu'à la limite du tour embryonnaire. L'ex. qui a servi à Chenu *(Manuel)*, à représenter sa figure nº 2376, est le même que celui de Deless., pl. 25, fig. 1; il se trouve dans la coll. Deless. avec 9 autres échantillons; tous sont conformes aux ex. de la coll. Lk. D'après Tryon, vol. 8, p. 131, et Wenz 1940, p. 897, l'espèce de Lk. est le *Capulus (Krebsia) intortus* (Lk.) = *militaris* Morelet. La fig. de d'Orbigny reproduite par Pilsbry, pl. 39, fig. 75, est trop régulière, celle de Chenu, *Manuel*, nº 2376 est beaucoup plus exacte. La provenance probable est la mer des Caraïbes.

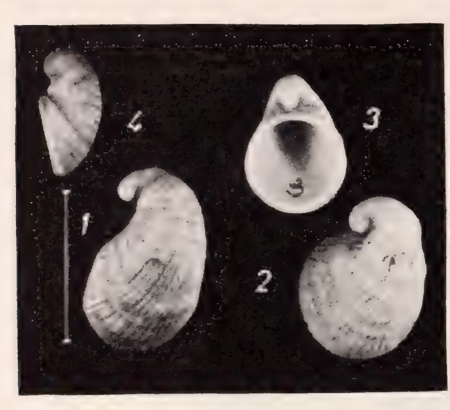


Fig. 25

Pileopsis subrufa Lk., p. 18, nº 4; mers d'Amérique?; mon cabinet; dimensions ?; Mss. 4 ex. — Coll. Lk. Genève; 4 ex. **(fig. 26)** ayant respect.: nº 1, alt. tot. 13 mm., alt. apert. 9, lat. apert. 8 mm., 78 côtes radiales, 33 zones d'accroissement, moins 1½ tour de zone embryonnaire à spirale nettement dextre; de couleur blanche,

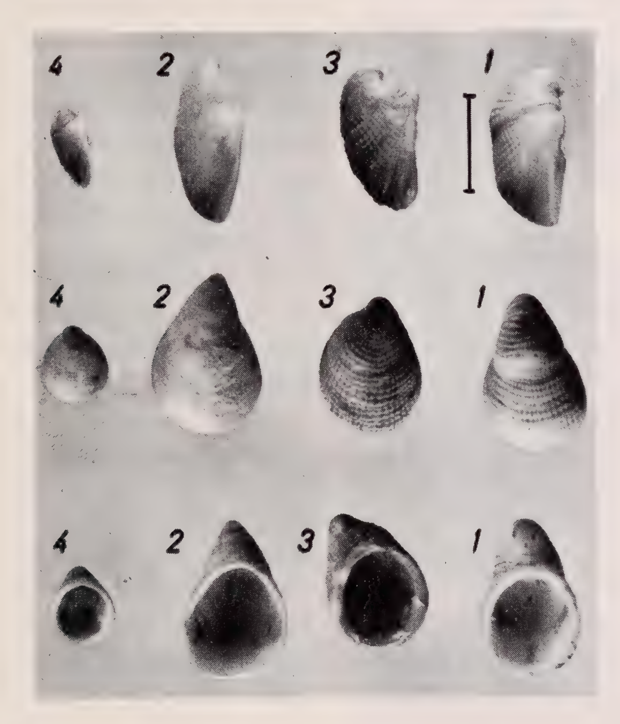


Fig. 26

légèrement rose vers le sommet; intérieur rosé en forme de cuiller; la région interne du crochet est complètement comblée par de la substance coquillière; vue de profil cette coquille montre à 2 endroits des constrictions accentuées. Nº 2, alt. tot. 13½ mm., alt. apert. 10 mm., le crochet est beaucoup moins arqué en crosse, les tours embryonnaires usés sont invisibles. La coquille est rose, mais trop usée pour pouvoir en dénombrer les côtes et les zones d'accroissement. Nº 3, alt. tot. 11½ mm., alt. apert. 8½ mm., lat apert. 7½ mm., crochet dextre, rose; 29 zones de nodosités concentriques et environ 65 côtes radiales. Nº 4, alt. tot. 6½ mm., alt. apert. 5, lat. apert. 5 mm.; crochet dextre, petit, usé, 14 zones concentriques

de nodosités et environ 65 côtes radiales; c'est un ex. jeune. La coll. DELESS. renferme 8 autres ex. très voisins, avec les mêmes caractères que ceux de LK. enumérés ci-dessus. La coll. Moricand en renferme une douzaine d'ex. de Bahia, Brésil, très conformes aux ex. lamarckiens; plusieurs sont en très bon état et montrent chacune de leur nodosité recouverte d'un petit chapeau épidermique fauve, papyracé, flexible, en triangle acéré. Dans ces ex. l'impression musculaire, en fer à cheval très ouvert, spatulée aux deux extrêmités, est très visible, ce n'était pas le cas des ex. de LK. roulés et probablement récoltés dans le sable.

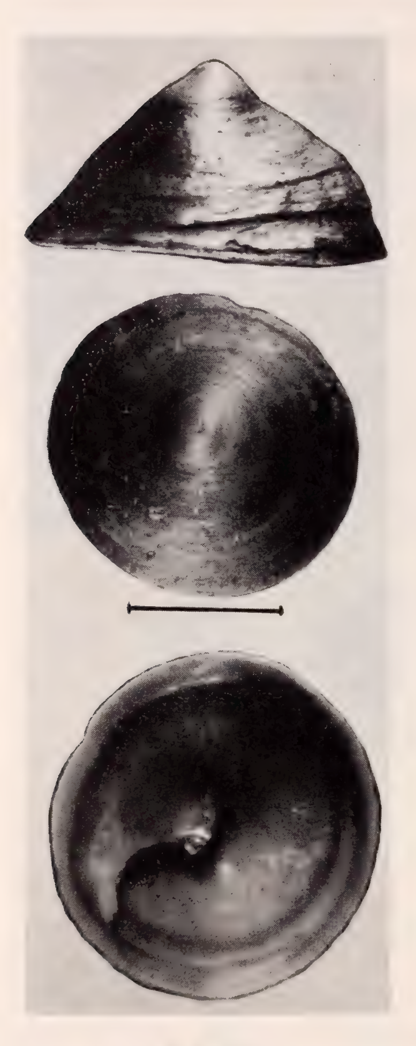


FIG. 27*a*

Calyptraea extinctorium Lk., p. 21, nº 1; Océan Atlantique ?; mon cabinet; dimensions ?; Mss. 3 ex. — Coll. Lk. Genève: 1 ex., accompagné d'une étiq. Lk. «calyptraea extinctorium, nobis». Cet ex. **(fig. 27*a*)** à ouverture presque exactement circulaire, mesure 18-20 mm. de diamètre et 10 mm. de haut. C'est l'ex. figuré par DELESS., pl. 25, fig. 2. Cependant, la coquille vue par-dessus, montre un enroulement spiral de la partie apicale moins distinct, on peut le suivre sur un tour et demi; plus bas, on remarque simplement des lignes d'accroissement concentriques et quelques rangées de verrues obsolètes. Ornementation radiale nulle. Par transparence apparaissent quelques craquelures radiales lineaires, foncées, qui atteignent la marge externe. La couleur géné-

rale est d'un vert olive très foncé, presque noir; l'apex est beaucoup plus clair; de profil, la coquille montre un cône presque parfait, à flancs un peu extraconiques, excepté une bosselure bien figurée par DELESS. Intérieurement, cette figure montre une lame spirale dont le bord ne correspond plus à l'ex. tel qu'il est actuellement (probab. par suite de cassure). Cette lame se soude d'une part à l'apex et d'autre part à 2 mm. du bord apertural. Bien que la partie adjacente à l'apex soit épaissie et contournée, il semble exclu que le bord détérioré ait jamais pu présenter un repli en forme de cornet. Cet ex. considéré par DELESS. comme le type de *l'extinctorium* Lk. doit représenter une forme qu'il n'est guère possible de déterminer exactement, vu son état, mais voisine de *sinensis* L. (la hauteur et l'inclinaison de ses flancs sont beaucoup plus accentués.) Elle ressemble aussi par son apparence extérieure à *C. mamillaris* Brod. et plus spécialement à un ex. de notre collection provenant de Mazatlan (Mexique occid.).

Cette coquille de LK. ne convient pas à la description si succincte qu'il en donne « grande, large à sa base, à cône dont le sommet se termine en pointe mousse à peine recourbée; de couleur blanc sale, jaunâtre, parfois rembrunie ». Toutes caractéristiques qui ne conviennent nullement, car elle n'est pas large à sa base et le cône se termine par une pointe spirale presque imperceptible et non recourbée. Enfin la couleur est franchement foncée, presque noire.

Dans la collection Lk. également se trouvent 5 ex. (**fig. 27^{b}**), avec une étiq. R. LK. « C. chapeau chinois, Cal. laevigata ». Ces coquilles se trouvaient au nombre de 10 (d'après les indications manuscrites). Leur ouverture est beaucoup moins circulaire que dans l'ex. décrit cidessus et la spire plus extraconique; diamètres max., min. et haut. sont respectivement les suivants: nº 1, 32 × 28½ × 10 mm.; nº 2, 30 × 28½ × 10 mm.; nº 3, 29 × 27½ × 11 mm.; nº 4, 27 × 24 ×



FIG. 27*b*

10 mm.; nº 5, 27 × 23½ × 10 mm. Tous ces ex. sauf le dernier, qui est brun, sont de couleur blanc jaunâtre avec un pourtour subquadrangulaire. Le cône est très aplati, à bords élargis. La structure spirale de l'apex est presque invisible, la pointe n'est pas noyée mais saillante, bien que mousse et légèrement recourbée. Intérieurement, la lamelle spirale se soude à 4-7 mm. du bord externe, ses bords sinueux et variables présentent à partir du sommet un retournement en forme de cornet aplati, clos sur le côté, à la façon d'un faux ombilic. L'empreinte de l'insertion musculaire est très forte, rugueuse, pétaloïde, sa portion apicale n'atteint pas la base de la lamelle spirale. Ainsi que la plupart des auteurs l'ont admis, cette série de coquilles, probablement faussement étiquetées par R. Lk., représente les véritables *Calyptraea extinctorium* Lk., tandis qu e les *Calypt. laevigata* de la Coll. Lk., seraient en réalité des *Calypt. sinensis* L. Ceci est d'autant plus certain qu'un des ex. de Lk. est marqué de sa main « Java », alors qu'il indique la Méditerranée comme provenance pour les *laevigata* (*sinensis* L.).

D'après Wenz, *Handb. d. Paleozool. Gastrop.*, p. 901, fig. 2653, la nomenclature à appliquer à l'espèce de Lk. serait *Calyptraea (Bicatillus) extinctorium* Lk., tandis que le premier ex. figuré sous ce nom par Deless. serait un *Calyptraea* sens. strict. d'une espèce qu'il ne m'est pas possible de préciser, mais certainement voisine de *sinensis* L. ou de *mamillaris* Brod.

Calyptraea laevigata Lk., p. 21, nº 2; Méditerranée; mon cabinet; dimensions ?; Mss. 10 ex. — Coll. Lk. Genève: 3 ex. accompagnés d'une étiq. Lk « dans la Méditerranée. Brard. » et

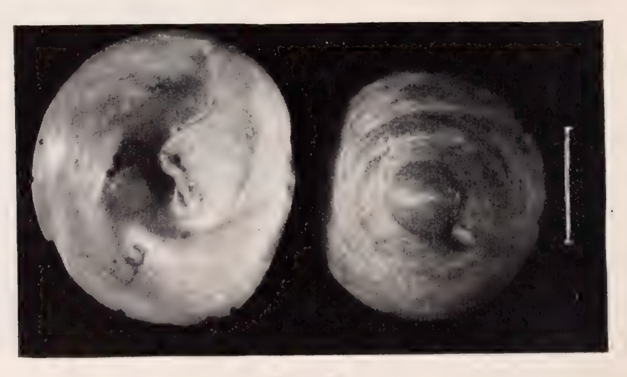


Fig. 28

d'une seconde étiq. de R. Lk. « Calyptraea laevigata »; leurs dimensions sont les suivantes: nº 1, 14 × 13½ × 4 mm., gris brunâtre; nº 2 (**fig. 28,** à droite), 14½ × 13½ × 4½ mm., ex. blanc; nº 3 (**fig. 28,** à gauche), 15 × 17 × 5 mm., ex. blanc également, figuré par Deless., pl. 25, fig. 3. Ces trois ex. très aplatis, montrent un apex visiblement spiral, un peu surélevé, d'apparence mamillaire, l'ornementation est formée par des lignes d'accroissement circulaires, intercalées irrégulièrement, pour un des exemplaires, de séries de petites verrues. L'intérieur montre une lame spirale large, falciforme, dont le bord columellaire est épaissi et replié sur lui-même. Ce repli laisse intérieurement une lumière à peine visible, c'est l'analogue du cornet conique de l'espèce précédente. Le reste de la lamelle, soit environ la moitié de sa longueur est simple, elle se soude à 1 ou 2 mm. du bord de l'ouverture. Il s'agit, les auteurs l'ont établi depuis longtemps, de *Calyptraea (Calyptraea) sinensis* (L.) d'Europe et plus particulièrement de la Méditerranée.

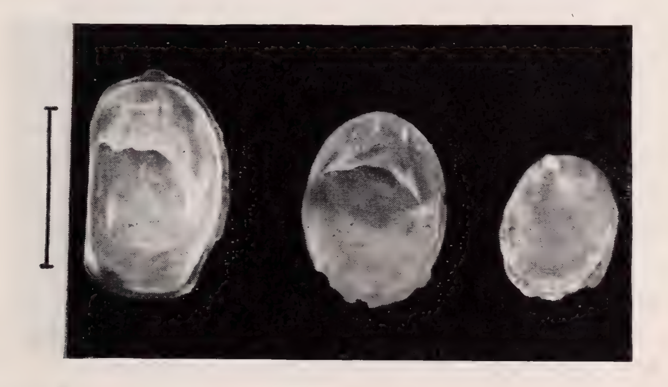


Fig. 29

Crepidula unguiformis Lk., p. 25, nº 4; mers de Barbarie; mon cabinet; diam. longit. 10 l. (= 22½ mm.); Mss. 4 ex. — Coll. Lk. Genève: 3 ex. (**fig. 29**) avec une étiq. R. Lk. Nº 1, 22½ × 14 × 2½ mm. (haut. prise au bord du septum), dist. entre le bord du septum et le sommet de l'apex 9 mm.; nº 2, 17¼ × 13½ × 2½ mm., dist. entre le bord du septum et le sommet de l'apex 6½ mm.; nº 3, 14 × 11 × 1½ mm. et 5 mm. de dist. entre le bord du septum et l'apex. Le plus grand ex. est celui mesuré par Lk., il est de

forme subquadrangulaire, sa surface externe est nettement concave, elle montre de nombreuses lignes d'accroissement un peu lamelleuses, surtout sur le bord, de couleur blanc-jaunâtre. L'apex, dont la partie embryonnaire est légèrement détériorée, fait saillie sur le bord supérieur; la coquille, fragile, est presque transparente, sa face interne est très brillante. Le septum est couvert de lignes d'accroissement nombreuses qui lui donnent un reflet soyeux caractéristique; ces lignes forment au bord du septum, souvent ébréché, une sorte de sinus situé à droite vers leur soudure à la coquille, tandis que sur la gauche, elles se courbent en sens contraire. La soudure du septum se fait à environ 2 mm. du bord interne de la coquille. Les deux autres ex. beaucoup plus jeunes montrent une forme régulièrement ovale, dont le pourtour est à peine interrompu par la pointe de l'apex. Ces ex. ont les mêmes caractéristiques que celui décrit ci-dessus, seule leur forme est plus déprimée. Ils montrent une coquille embryonnaire parfaitement circonscrite, mytiliforme d'environ 2 mm. de hauteur sur 2 mm. de large. Le nom actuel de cette espèce est: *Crepidula (Janacus) unguiformis* Lk., elle a, d'après TRYON, pour synonymes *Patella crepidula* L., *Crepidulla italica* Defr., *C. calceolina* Desh., *C. deshayesi* Folin., *C. plana* Say, *C. sinuosa* Turton, et *C. candida* Risso. La fig. la plus ressemblante est celle de FOLIN, reproduite par TRYON, vol. 8, pl. 39, figs. 67 et 68. Son habitat s'étendrait sur la Méditerranée, la mer des Caraïbes, l'Amérique occidentale jusqu'à la Californie, l'Australie, la Nouvelle-Zélande et l'Insulinde.

Crepidula dilatata Lk., p. 25, n° 5; habitat ?; mon cabinet; de la coll. de Mme DE BANDEVILLE; taille 13 l. (= 29 mm.) diamètre longit. et 1 p. (= 27 mm.) diam transv.; Mss. 3 ex. — Coll. LK. Genève: 2 ex. avec une étiq. LK «Coll. de MAD. DE BANDEVILLE» et une autre de R. LK., «*Crépidula dilatata*». Le n° 1 **(fig. 30, n° 1)** est l'ex. figuré par DELESS., pl. 25, fig. 4, il mesure 27 mm. de diam. longit., 27½ diam. transv. et 9½ mm. haut. (la coquille étant placée à plat sur l'ouverture). L'apex a un enroulement dextre très faible, l'ex. ne présente que des zones d'accroissement qui la font ressembler à une valve de lamellibranche. La couleur est jaunâtre avec quelques zones plus foncées, de couleur pain grillé, surtout dans la région apicale. Le bord montre un léger bourrelet interne de couleur brun clair. Le septum est blanc,

falciforme, avec une profonde échancrure de 11 mm. à droite, à gauche cette échancrure est nulle, mais le bord central s'avance de 17 mm. à partir de l'apex. La fig. de Deless. en donne une idée très juste. Le nº 2 (**fig. 30, nº 2**), assez différent d'aspect, est

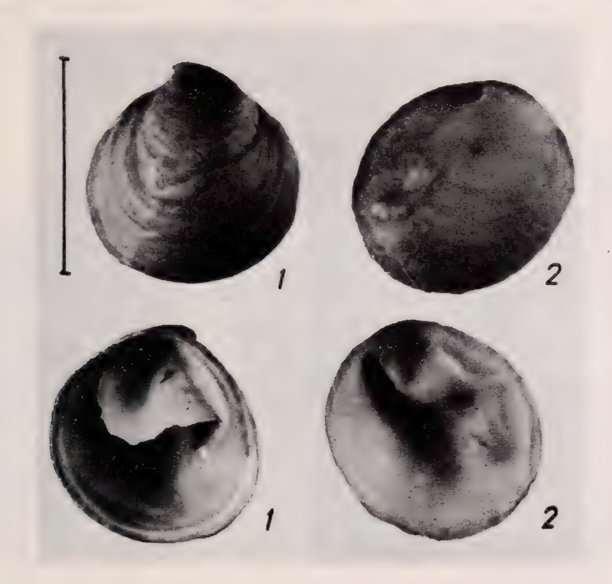


Fig. 30

complètement blanc intérieurement et extérieurement; il mesure 30 mm. de diam. max. et 26½ mm. de diam. min., la haut. est de 7½ mm. La forme de l'ouverture est presque exactement ovale, l'apex ne dépasse pas le bord, sa courbure dextre est très distincte. Toute la partie supérieure est privée d'ornementation et même corrodée, probablement parce qu'un autre individu y avait pris son point d'appui. Par contre, jusqu'à 10 mm. du bord, on remarque des côtes radiales formées de verrues arrondies. Le bord externe, très mince, est faiblement crénelé sur tout son pourtour. Le septum, fortement concave, est malheureusement détérioré, mais l'allure des lignes d'accroissement restantes montre une disposition semblable à celle de l'ex. précédent. Le premier ex. doit porter le nom de *Crepidula (Crepipatella) dilatata* Lk., quant au second, il me semble être, grâce à son ornementation radiaire, la *var. foliacea* Brod. de la même espèce. Ils proviennent probablement de la côte occidentale de l'Amérique du Sud.

Crepidula peruviana Lk., p. 25, nº 6; mer du Pérou, Dombey; mon cabinet; diam. longit. 20 l. (= 45 mm.); Mss. 3 ex. et 1 ex. d'une var. — Coll. Lk. Genève: 1 ex. **(fig. 31a)** avec une étiq. Lk. « *Crepidula peruviana* n. du Pérou, Dombey ». C'est l'ex. figuré très exactement par Deless., pl. 25, fig. 5, il mesure: diam. long. 45 mm., diam. transv. 43 mm., alt. 16½ mm. L'ouverture est presque exactement circulaire, le bord, lisse intérieurement, est



Fig. 31*a*



Fig. 31*b*

légèrement épaissi. Surface externe fortement et irrégulièrement corrodée, de couleur jaune clair; le bord, par contre, sur une largeur d'un centimètre environ est intact, montrant des lignes d'accroissement serrées et des lignes radiales brun clair, très denses, interrompues en séries concentriques, à la façon de hachures sur une carte de géographie. L'apex, à faible enroulement dextre, trop corrodé, ne montre pas le détail de la conque embryonnaire. Intérieurement la coquille est blanche, lisse, porcelanée, avec quelques rares reflets nacrés. Le septum, fortement concave, montre une grande échancrure à sa droite, une portion médiane falciforme, s'avançant environ de 25 mm. qui se soude à la coquille en se relevant assez brusquement à environ 12 mm. du bord gauche et 3 mm. du bord droit. La Coll. Lk. contient un autre ex. **(fig. 31b)**, avec une étiq. Lk. « *Crepid. peruviana var.:* de Cumana. Bonpl. ». C'est un jeune qui mesure: diam. long. 23½ mm., diam. transv. 19 mm., alt. 7 mm. Sa forme rappelle celle d'une valve de *Mytilus*

provincialis. Les quelques endroits où la surface externe est conservée montrent un épiderme papyracé brun clair, au-dessous on perçoit une surface vermiculée radialement, très fine et des lignes en hachures radiales. Intérieurement la surface se montre recouverte, sur le biseau de la marge intérieure, d'un réseau extrêmement fin de petites lignes radiales parallèles; plus à l'intérieur ce réseau devient concentrique, décomposant la lumière en reflets nacrés. La surface de la lame septale est couverte d'un réseau tout aussi fin de ponctuations irrégulières, à reflets soyeux mais non irisés. La forme du septum est exactement celle de l'ex. précédent. On remarque une forte impression musculaire à l'endroit où le septum se soude à la paroi, du côté columellaire. Un 3e ex. (**fig. 31c**) avec une étiq. R. Lk. « Crep. peruviana » a du laisser Lk. perplexe: diam. long. 29½ mm., diam. transv. 13½ mm., alt. 9 mm. Son septum concave, dont les points de suture ne marquent aucune échancrure ni à droite ni à gauche, ferme la coquille sur les $^2/_3$ de sa longueur. L'ex. est jaune foncé, sa forme très étroite, allongée en nacelle, montre un apex terminal pointu, à enroulement très faiblement dextre. Cette coquille ressemble extérieurement à une valve jeune de lithodome. Malheureusement, l'extérieur et les bords ayant été polis, les caractères d'ornementation ont disparu. Il s'agit probablement d'un *Crepidula fornicata* ayant vécu étroitement comprimé latéralement et dont le septum est particulièrement développé.

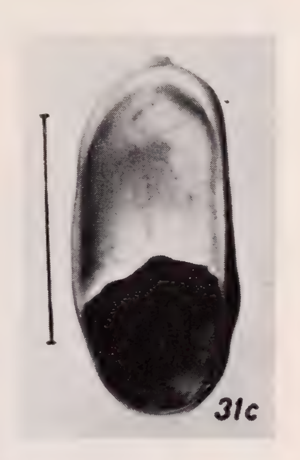


Fig. 31c

Tryon, vol. 8, p. 127, donne *Crepidula peruviana* Lk. comme synonyme de *dilatata* Lk. En comparant les figures de ces deux espèces dans Deless., pl. 25, il est difficile de les différencier. Abstraction faite de la taille et des accidents dus à la corrosion, les deux coquilles sont extrêmement semblables avec leur septum très échancré sur le côté droit et faiblement relevé sur le côté gauche. Il en est de même pour les ex. de Lk., la seule différence frappante est la répartition de la couleur brun clair; celle-ci est diffuse sur toute la surface chez *C. dilatata*, tandis qu'elle

se répartit sous forme de lignes radiaires vermiculées chez tous les ex. que nous possédons de *peruviana*. Les *Cr. adolphaei* Lesson, mis également en synonyme de *dilatata* Lk. par Tryon, et dont nous possédons dans la Coll. Deless. plusieurs ex. probablement étiquetés par Lesson lui-même, me semblent cependant assez différents. Ils correspondent très exactement à la fig. de Lesson, *Moll. de la « Coquille »*, pl. 15, fig. 2. C'est une forme beaucoup plus pondéreuse, épaisse, à ouverture ovoïde, très large par le bas. Sa couleur est blanche, à reflets verdâtres, l'épiderme est aussi uniformément brun verdâtre. A mon avis, cette coquille peut être considérée comme une variété de *dilatata* Lk.

Bulla cornea Lk., p. 36, nº 9; la Manche, l'Angleterre, et près de Vannes; mon cabinet; taille 10 l. (= 22½ mm.); Mss. 26 ex. — Coll. Lk. Genève: 6 ex. **(fig. 32)** (avec une étiquette R. Lk.) de: 26 × 20 mm.; 21 × 16; 22 × 16 (ex. figuré par Deless., pl. 25, fig. 7); 21½ × 15½; 19½ × 14; et 19 × 14 mm. Tous ces individus sont plus ou moins complètement revêtus de leur épiderme couleur rouille ou corné verdâtre; les lignes d'accroissement sont nombreuses et un réseau de lignes spirales (env. 10-15 par mm.) très finement et irrégulièrement sinueuses, couvrent toute la surface, lui donnant un reflet soyeux mais non irisé.

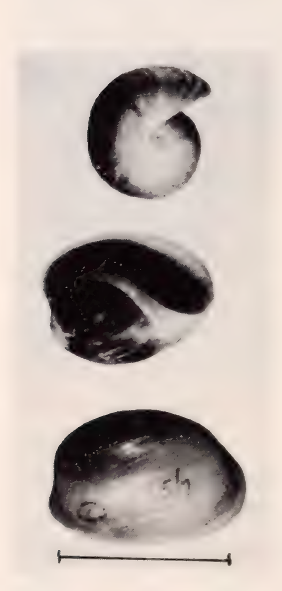


Fig. 32

Les coquilles sont très fragiles, le sommet de la spire est enfoncé dans une fossette spirale blanche. Le bord supérieur de l'ouverture dépasse largement la fossette (de 3 mm. chez le plus grand ex.). Le bord columellaire est fortement concave, il présente un cal mince mais bien développé jusqu'au sommet de la spire. L'ouverture est piriforme à la base. Cette espèce *Haminea cornea* (Lk.) 1822, a été dénommée *Bulla navicula* par da Costa, *Brit. Conch.* en 1778, p. 28, pl. 1, fig. 10. Elle est souvent confondue avec *Haminea hydatis* L. Si l'on compare les ex. de Lk. de *cornea* avec

ceux de *hydatis* de la même collection, les caractères distinctifs énumérés par BAVAY, DAUTZENBERG et DOLLFUS, *Moll. Roussillon*, p. 514-519, pl. 63, figs. 8 et 9 et 4-7, n'apparaissent pas clairement. La seule différence très frappante est celle de la taille, les 3 ex. de *hydatis* ont 9 × 7; 10½ × 8 et 10 × 7½ mm. pour le même nombre de tours que les *cornea* Lk. (= *navicula* da Costa). Chez *hydatis* L. la couleur est cornée verdâtre clair, l'ouverture est plus largement piriforme, par le fait qu'elle est sensiblement plus resserrée à la partie supérieure; la fossette du sommet de la spire est à peu près inexistante; quant à la columelle que DAUTZ. indique comme droite, elle est nettement concave, très mince et presque dépourvue de callus. La présence des lignes d'accroissement est bien nette, ainsi que le fin réseau spiral ondulé qui contient environ 27 lignes dans un mm., donc deux fois plus que chez *cornea*.

Bulla fragilis Lk., p. 36, nº 10; dans la Manche, près de Noirmoutiers et de Nantes; mon cabinet; long. 10 l. (= 22½ mm.); Mss. 12 ex. — Coll. Lk. Genève: 2 ex. de Nantes: un **(fig. 33, nº 1)** de 14 × 10 mm. et un de 9 ? × 6 mm. **(fig. 33, nº 2,** spire de l'ex.

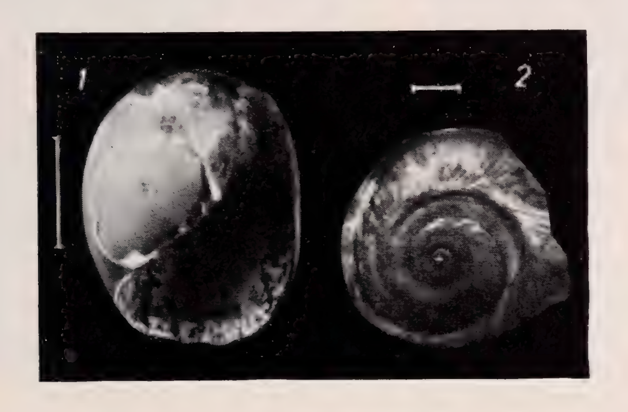


FIG. 33

en très mauvais état). La couleur est d'un vert olivâtre extérieurement, plus claire, bleuâtre intérieurement, avec des reflets nacrés produits par un fin réseau chagriné. Les stries d'accroissement, bien marquées, sont nettement rétrocurrentes en haut, si bien que toute la moitié du dernier tour est libre de toute attache avec la spire. Un système de fines stries décurrentes, très finement et

irrégulièrement sinueuses, couvre toute la surface externe. Ce réseau renferme environ 27 lignes par mm., le sommet des tours est formé par une carène aiguë qui dessine une admirable spirale bordée intérieurement d'une bande lisse et étroite; entre cette dernière et la suture se trouve une seconde bande environ deux fois plus large, ornée de lignes d'accroissement antécurrentes, fortement en relief. Cette spire, d'environ 4 tours, se termine au centre par un minuscule petit bouton brillant, représentant les tours embryonnaires de la coquille hétérostrophe, à nucléus dévié dans un plan orthogonal, ainsi que l'a fait remarquer Cossmann (*Palaeoconchologie comparée*, vol. 1, p. 103). La columelle est assez excavée pour qu'il soit possible de la suivre jusqu'au sommet de la spire; il existe bien un callus columellaire, mais il est mince, ressemblant plutôt à un vernis. Cette espèce qui est la même que *Bulla akera* Gmel. et *B. norvegica* Brug. doit porter le nom que Müller lui avait donné le premier: *Akera bullata* Müll.

Dolabella fragilis Lk., p. 42, nº 2; habitat ?; mon cabinet; dimensions ?; Mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève: avec une étiq. R. Lk. « dolabella fragilis ». 2 ex. malheureusement réduits à l'état de fragments multiples qu'il n'est plus possible de reconstituer. Cependant les deux sommets existent, ainsi que les deux portions de gauche. Ceci est suffisant pour se rendre compte que la fig. de Deless., pl. 25, fig. 9, est exacte, et qu'en la comparant avec des coquilles d'*Aplysia depilans* L. il n'y a guère de doute sur leur synonymie, comme l'avait fait remarquer Desh. (in Lk. *An. s. vert.*, 2ᵉ édit., vol. 7, p. 689) et Pilsbry, vol. 16, p. 70 et 160. Avec les fragments de coquilles de la coll. Lk. il n'est cependant pas possible de décider si les différences données par Monterosato, *J. Conch.* 1877, p. 45 et Dautz., *Moll. Rouss.*, p. 547, entre *Apl. fasciata* Poir. (= *leporina* L.) et *depilans* L. en font l'une ou l'autre espèce.

Ordre troisième: TRACHÉLIPODES, p. 54

Helix vesicalis Lk., p. 65, nº 1; Madagascar; mon cabinet; diam. au moins 3 p. (= 81 mm.); Mss. 3 ex. — Coll. Lk. Genève: 2 ex.: un grand, **(fig. 34a)** très adulte, malheureusement légèrement poli artificiellement à sa partie supérieure, diam. max. 79 mm., diam. min. 57 mm.; alt. tot. 47½ mm; apert. diam. longit. 48 mm.,

apert. diam. transv. 39 mm., long. du cal 23 mm. (de la commissure à l'axe columellaire); environ 4 tours de spire, le dernier, très développé, allongé, fortement tombant (sur une longueur de 16 mm. il descend de 7 mm. environ); les premiers tours sont régulièrement



Fig. 34*a*

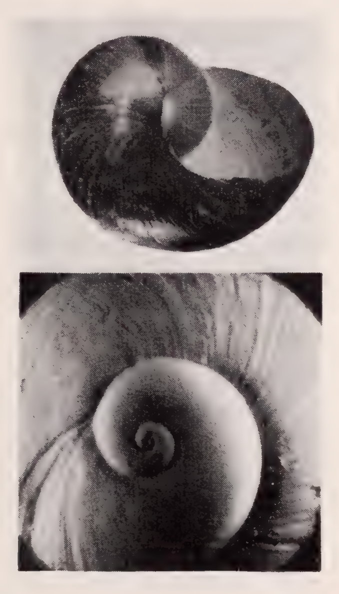


Fig. 34*b*

bombés, formant une spire en dôme, le dernier tour est plus aplati en dessus et très déprimé en dessous. L'ornementation se compose de lignes d'accroissement serrées, avec une alternance de zones brunes plus ou moins claires. Au milieu du dernier tour se trouve une zone carénale en forme de liseré de 5 mm. de large, plus lisse et plus claire, légèrement imprimée en creux. L'ouverture, très grande, amplement arrondie vers l'extérieur, montre un péristome faiblement réfléchi en un bourrelet externe; il se continue par un cal blanc étalé largement sur l'ombilic, rejoignant la commissure. L'ombilic

est nettement ouvert bien qu'en partie masqué, il ne montre pas une cavité en entonnoir circulaire mais il est fortement écrasé. L'ouverture est blanche, porcelanée, les deux premiers tours sont de couleur uniformément chamois, le reste est plus clair. Le second ex. **(fig. 34^b)** est un jeune, à péristome non formé, il montre environ 3 tours ½, les particularités données pour le premier ex. se retrouvent identiquement, mais il a conservé son épiderme intact, les deux premiers tours embryonnaires **(fig. 34^b** en bas)[1] portent de microscopiques côtes radiales, très nettes vers la suture, plus loin cette ornementation devient moins marquée, elle est remplacée par des ponctuations allongées arrangées radialement. Enfin, à partir de la zone chamois, les lignes d'accroissement prennent leur allure définitive, elles sont cependant gaufrées par de courts plis transversaux irréguliers. Le bourrelet columellaire n'étant pas formé, l'ombilic est ouvert et montre sa cavité, comprimée latéralement. L'intérieur de la coquille est tapissé d'un réseau spiral extrêmement délicat d'apparence soyeuse, qui ne se voit pas dans l'ex. adulte précédent. De chaque côté de la zone carénale, mais surtout au-dessus, on voit une douzaine de fascies spirales plus foncées. La coquille est très mince, translucide et légère.

On a discuté pour savoir si l'espèce lamarckienne *vesicalis* était un vrai synonyme de *Helix cornu giganteum* Chemn. Ce point ne me semble pas douteux. Si l'on pose l'ex. de Lk. sur la figure de Chemnitz, 1re édit. pl. 208, figs. 2051 et 52, leur forme est pratiquement identique, cependant chez l'ex. de Lk. le diamètre min. est légèrement plus faible. Le profil de la coquille n'étant pas figuré, il n'est pas possible de se rendre compte de l'aplatissement de la base du dernier tour. L'ex. de Chemn. montre un ombilic non recouvert par le callus. Lk. qui donne dans sa diagnose la coquille comme perforée, renvoie d'autre part à la fig. de Ferussac, *Hist. Moll.*, pl. 10, fig. 3, laquelle montre une coquille d'apparence imperforée, à ombilic complètement obturé par le cal et dont le petit diamètre est plus fort. Desh. dans le texte de Fer., vol. I, p. 284, donne cependant la coquille comme perforée. L'ex. de la coll. Deless. figuré par Chenu, *Illustr.*, p. 1, fig. 1, montre une nette perforation qui n'apparaît cependant pas sur la planche.

[1] Cette figure est la photographie d'un moulage de l'exemplaire jeune, montrant les premiers tours de spire.

D'après les données qui précèdent, il résulte que *vesicalis* Lk. est bien synonyme de *cornu giganteum* Ch. Il en est de même pour *vesicalis* Lk. in Fer. et Chenu, *Ill.* Ces deux dernières figures sont considérées par Pilsbry (vol. 6, p. 64) comme des *H. bicingulata* Smith, à columelle fortement granuleuse. Or, les ex. de Lk. et de Deless. ont une columelle lisse. *Helix vesicalis* Lk. doit donc prendre le nom de *Helicophanta cornu giganteum* (Chemn.). Son habitat est Madagascar.

Helix polyzonalis Lk., p. 66, nº 3; Grandes Indes; mon cabinet; diam. 2 p 4 l. (= 63 mm.); Mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève: 1 ex., alt. 60 mm., diam. max. 63 mm., apert. diam. max. 50 mm., min. 33½ mm. Cet ex. n'est pas celui figuré par Chenu, *Ill.*, pl. 1, figs. 3 et 4 où la disposition des fascies est un peu différente. Il est évident, de l'avis de Lk. lui-même, qu'il s'agit de *Helix magnifica* Fer. (= *Helicophanta magnifica* Fer.) provenant de Madagascar.

Helix monozonalis Lk., p. 66, nº 4; habitat ?; mon cabinet; diam. 2 p. (= 54 mm.); Mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève: 1 ex. **(fig. 35)** portant un chiffre 4 et une inscription devenue illisible; alt. max. 36 mm., diam. max. 50 mm., diam. min. 41 mm., largeur max. du dernier tour 29 mm., distance entre la commissure et l'ombilic 21½ mm. La coquille se compose de 6 tours, les 2½ tours embryonnaires, couleur lie de vin, sont lisses ou très faiblement pointillés sur le premier tour. Le reste de la coquille est couvert de costules d'accroissement d'une régularité remarquable, légèrement antécurrentes vers la suture. Cette dernière est précédée d'un petit aplatissement surmonté d'un talus relevé, d'un ou deux millimètres. Toute la suture



Fig. 35

est blanche, au-dessus commence une zone chamois clair, à peu près continue jusque vers la moitié du dernier tour, puis répartie en flammes espacées. La périphérie est marquée d'une bande blanche bien délimitée en bas, de 5 mm. de large environ. Au-dessous commence une seconde bande chamois foncé, large, non délimitée par le bas, se résolvant en flammes sur la moitié du dernier tour, laissant toute la partie inférieure d'un blanc pur. Péristome droit, épais mais non bordé. Ouverture très régulièrement semi-ovale. La columelle forme une petite lame triangulaire repliée en dehors sur l'ombilic. Ce dernier se trouve réduit à une simple perforation d'un mm. environ. Près de l'ombilic il existe un cal brun, pélliculaire et à la commissure un repli interne blanc qui suit la suture à l'intérieur. Ouverture intérieurement blanche, laissant voir par transparence les flammes brunes et la zone carénale blanche. En comparant l'ex. de Lk. avec la figure de l'*Encyclopédie méthodique*, pl. 462, fig. 6 *a-b*, on est frappé de voir des différences notables. Il en est de même pour la figure de Chenu, *Ill.*, pl. 1, fig. 5, dans ce cas les dimensions concordent à peu près mais la position ne permet pas de juger de l'ombilic. L'apparence du petit talus sutural décrit plus haut est bien indiquée. Par contre la répartition de la couleur n'est pas la même. La striation longitudinale est bien rendue. Le moins que l'on puisse dire c'est que si on se trouve bien en face de la reproduction de l'ex. de Lk., le dessinateur s'est permis des libertés dont il n'était pas coutumier. Une autre figure est à examiner, c'est celle indiquée par Lk. lui-même, c'est-à-dire celle de Feruss. *Hist. Moll.*, pl. 91, fig. 4. Il s'agit d'un individu de 62 mm. de diamètre et de 42 mm. de haut. De profil les deux figures ont évidemment des analogies de formes avec l'ex. de Lk. mais, la répartition et la largeur des fascies sont différentes. Quant à la fig. 4 (du haut) elle n'a plus aucune ressemblance de coloration. Férussac, dans sa description, dit qu'*H. monozonalis* est strié transversalement, notre ex. n'en montre pas trace. Par contre, en comparant l'ex. avec les fig. de Fer., *Hist. Moll.*, pl. 91, figs. 2 et 3, on se trouve devant une similitude si surprenante, qu'on arrive à la certitude qu'il s'agit d'un seul et même objet. Tout est semblable: les dimensions, la forme, la coloration; la similitude va même à des détails infimes, dans la fig. 2 la commissure labiale supérieure (inférieure dans le dessin, tourné la pointe en bas) est accompagnée d'une petite

tache blanche quadrangulaire qui se détache sur le fond brun de l'avant dernier tour; il se présente exactement de la même façon sur l'ex. lamarckien. La fig. de FÉRUSSAC est, d'après cet auteur, une des formes de l'*Helix clairvillia* Fer. Donc l'ex. Type de LK. est identique à la fig. de FER. pour son *H. clairvillia*.

La présence dans la Coll. Lk. d'ex. ayant servi à FER. pour ses illustrations a déjà été constatée à plusieurs reprises. La conclusion à tirer de ce cas est simple: l'ex. de la Coll. LK. n'est pas le Type qui lui a servi à la description de son espèce, ce que semblent bien indiquer la différence de taille (54 mm. in Lk.), l'ombilic plus grand et la dissemblance de la fig. 4 de FER. avec l'ex. Notre ex. est en réalité le Type d'une espèce voisine *H. clairvillia* Fer., *Hist.*, vol. 1, p. 182, pl. 91, figs. 2 et 3, provenant des îles Célèbes (Amboine). C'est l'*Hemiplecta clairvillia* (Fer.).

Helix lineolata Lk., p. 67, nº 6; Amérique; mon cabinet; diam. 21 l. env. (= 47 mm.); Mss. 4 ex. — Coll. Lk. Genève: 4 ex. respect. D. 57, alt. 55½; D. 48½, alt. 47; D. 45, alt. 43; D. 40, alt. 37 mm. Tous ces ex. sont très semblables, très globuleux, de 5-6 tours de spire, à suture simple, un peu crénelée. Les tours très convexes sont un peu aplatis à la périphérie. L'épiderme est jaune paille, plus ou moins foncé, avec de très nombreuses fascies spirales linéaires brun foncé, finement ondulées, surtout dans la partie supérieure. La périphérie est généralement garnie de fascies plus larges. Péristome blanc, épaissi et réfléchi en dehors; columelle blanche, large, étalée de façon à masquer complètement l'ombilic. Le dernier tour est légèrement tombant. La cavité est d'un blanc bleuâtre; la coquille, dépourvue de son épiderme est blanche, les tours embryonnaires gris montrent une surface finement chagrinée avec arrangement à la fois spiral et radial. Le reste de la coquille montre des lignes d'accroissement nombreuses. Il n'y a aucun doute sur la synonymie et l'antériorité du nom donné par FER. *H. undulata* que LK. avait reconnues lui-même. Le nom actuel est *Pleurodonta (Parthena) undulata* Fer. (*Hist.*, pl. 16, figs. 5-6). L'espèce vit surtout à Haïti.

Helix mutata Lk., p. 67, nº 7; habite en Italie et le Levant; mon cabinet; diam. 19-20 l. (= 42¾-45 mm.); Mss. 3 ex. — Coll. Lk. Genève: 3 ex., avec une étiq. de R. LK., respect. D. 45½,



Fig. 36

alt. 39½; D. 43½, alt. 39; D. 38½, alt. 31. Exemplaires à péristome bien formé, ombilic fermé, ou légèrement perforé, de couleur brun marron très vif, avec une fascie blanche, parfois flammulée de brun accompagnant la suture; une bande d'un blanc pur, étroite sur la périphérie et une ou plusieurs fascies brunes entre la périphérie et l'ombilic. Il s'agit bien incontestablement d'*Helix (Pomatia) lucorum* L. D'apparence très voisine des ex. figurés par Fer., pl. 21*a*, figs. 1-7.

Helix galactites Lk., p. 69, nº 15; habitat ?; mon cabinet; diam. 16 l. (= 35 mm.), la var. est plus allongée; Mss. 1 ex. de la forme typique, 1 ex. de la var. — Coll. Lk. Genève: 1 ex. **(fig. 36)** de 39 mm. de diam. et 40 mm. de haut, qui diffère de 4 mm. avec la dimension donnée par Lk. C'est l'ex. figuré par Chenu, *Ill.*, pl. 3 (parue en 1850), figs. 16 et 16*a*. La coquille est d'un blanc laiteux très pur, étant dépourvue de son épiderme jaunâtre, elle montre 5 tours ornés de stries d'accroissement serrées et régulières et de fascies couleur canelle sur les tours postembryonnaires, devenant brun violet sur les deux derniers tours. Une fascie étroite borde la suture, une autre, plus large, est placée au-dessus de la périphérie; une troisième légèrement plus étroite en dessous et enfin une dernière enserre la région ombilicale. La commissure du

péristome se trouve sur la fascie infrapériphérique, le bord péristomien est épais, blanc, nettement réfléchi à angle droit. Les bords supérieurs et externes sont largement arrondis et le bord columellaire pénètre très obliquement dans l'ombilic. Ce dernier est complètement obturé par le repli calleux columellaire. Afin de se rendre compte de la structure de la columelle, la coquille avait été perforée d'une petite fenêtre carrée, laissant apercevoir un axe columellaire en forme de pilier très étroit, probablement plein. Grâce à l'usure ou au polissage, l'examen des tours embryonnaires ne montre pas la sculpture que possèdent les individus frais. La coll. Lk ne renferme pas l'ex. allongé de la *var. B* dont parle Lk. C'est probablement l'ex. figuré par Chenu, *Ill.*, pl. 3, fig. 17. Il me semble douteux qu'il puisse s'agir de la même espèce. Antérieurement à Lk., Férussac avait donné à cette espèce le nom de *H. mirabilis* qui doit lui être conservé. C'est *Cochlostyla (Helicostyla) mirabilis* Fer. Il habite dans diverses îles des Philippines, y variant dans de fortes proportions.

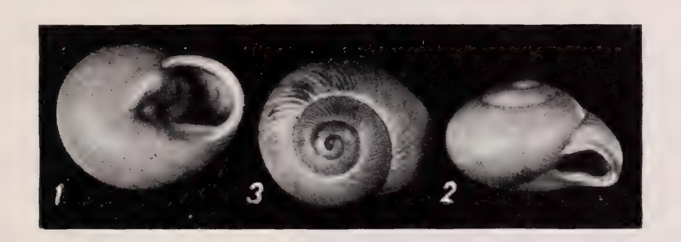


Fig. 37

Helix microstoma Lk., p. 72, nº 23; Cuba; mon cabinet; diam. 11 l. (= 24¾ mm.); Mss. 3 ex. — Coll. Lk. Genève: 3 ex. **(fig. 37, nº 1-3)** nº 1, D. 25½, d. 20, alt. 15 mm., 4 tours fortement bombés en dessous; très contractés et dilatés vers l'ouverture (ce qui lui donne l'apparence de *H. guantanamensis var. proboscidea* Fer.), montrant un bourrelet péristomien légèrement replié à l'extérieur. Le dernier tour tombant est muni à l'intérieur d'un léger bourrelet; bord columellaire rectiligne, aplati, se rattachant au bord droit par une faible inflexion; ombilic complètement fermé. Ornementation composée de costules d'accroissement régulières et faiblement ondulées, mais beaucoup plus fortes sur le dessus des tours; tours embryonnaires lisses. La coquille, bien que munie de son

épiderme, est pourtant complètement blanche. N° 2, D. 23½, d. 20, alt. 16 mm., mêmes caractéristiques, l'allure est moins proboscidiforme, car le dernier tour est moins dilaté vers l'ouverture, cette dernière est munie d'un péristome épaissi et replié intérieurement. Le bord columellaire est faiblement concave et la jonction avec le bord externe se fait presque à angle droit. Il s'agit là d'un cas légèrement anormal dû à une réparation de la coquille par l'animal. N° 3, D. 24, d. 20, alt. 16 mm., même apparence, également moins proboscidiforme que le n° 1. Le bourrelet péristomien est replié à l'intérieur et le bord columellaire, aplati, forme un biseau rectiligne. L'espèce est figurée dans Chenu, *Ill.*, pl. 5, fig. 9, la teinte rose et l'allure de la columelle me font penser qu'il ne s'agit pas des ex. de Lk. Ce dernier admettait déjà la synonymie de son *H. microstoma* avec *H. auricoma* Fer.; il s'agit en tout cas d'une variété mineure. La nomenclature actuelle désigne l'espèce sous le nom de *Pleurodonte (Thelidomus) auricoma* (Fer.) *var. microstoma* Lk.



Fig. 38

Helix bonplandi Lk., p. 72, n° 26; Cuba (La Havane), M. Bonpland; mon cabinet; diam. 15½ l. (= 34¾ mm.); Mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève: 1 ex. **(fig. 38)** de D. 34½, d. 27, alt. tot. 19 mm., 5 tours de spire, peu convexes en dessus, le dernier déprimé en dessous, à croissance lente et régulière, sauf l'extrémité, fortementdilatée vers l'ouverture. Ornementation composée de lignes d'accroissement régulières, visibles jusqu'à l'ombilic. Ces lignes

sont fortement développées de part et d'autre de la suture de l'avant-dernier tour. Il existe en outre un réseau spiral très fin. La périphérie est arrondie près de l'ouverture, en arrière elle est subcarénée, ce qui donne à l'ex. une apparence presque lenticulaire. Les tours embryonnaires sont lisses. L'ouverture, légèrement tombante, est très oblique et elliptique. Le péristome est largement étalé avec un bord columellaire renversé sur l'ombilic; ce dernier se trouve réduit à une fente oblique. Il existe un callus qui joint la columelle à la commissure. L'ex. étant probablement décoloré ne donne guère de renseignements au sujet des fascies périphériques. La teinte générale est d'un jaune sale, d'apparence pulvérulente. Cette coquille est très exactement figurée par DELESS., pl. 26, fig. 9, la figure de FERUSS., pl. 46*a*, fig. 2, en donne aussi une idée très fidèle quant à la forme. Il n'en est pas de même des figures suivantes: CHENU, *Ill.*, pl. 5, fig. 12, D'ORBIGNY, *Moll. Cuba*, pl. 7, figs. 10 à 12, KUSTER in Mart. et Chemn., pl. 60, figs. 3 à 6, et surtout REEVE, fig. 259, qui représentent des formes beaucoup moins deprimées. D'ORBIGNY fait remarquer que cette espèce varie dans de fortes proportions selon les localités. Les formes vivant près de la Havane seraient particulièrement déprimées; c'est donc le cas pour l'ex. de LK. récolté par BONPLAND dans cette région. L'espèce porte actuellement le nom de *Cepolis (Eurycampta) bonplandi* (Lk.).

Helix planulata Lk., p. 73, nº 27; habitat ?; mon cabinet; diam. 17 l. (= 38¼ mm.); Mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève: 1 ex. (**fig. 39**), marqué par Lk. ? d'un nº 27; D. 37½, d. 31, alt. 15, apert. diam. 21, apert. diam. min. 15½ mm., environ 5 tours très déprimés à croissance lente, les 2 tours embryonnaires sont lisses (grâce à un léger polissage de la coquille ?, d'autres ex. vus possèdent de faibles lignes d'accroissement), les autres tours sont nettement striés longitudinalement; la surface n'est pas régulière mais un peu martelée, voir bosselée; à plusieurs endroits on remarque les différents stades d'arrêt de croissance de la coquille, avec résorption incomplète du bourrelet péristomien. Avant l'ouverture, le tour tombe brusquement de 4 mm., à angle droit. Le dernier tour, dont la base est presque plane, est comprimé à la périphérie, mais non pas caréné, excepté en arrière du péristome. Celui-ci, de forme ovale, allongé, est largement dilaté sur le bord droit, réfléchi en

bas et sur la columelle qui masque partiellement l'ombilic ouvert et perspectif, d'un diam. de 4 mm. A la columelle fait suite un cal épais, relevé sur son bord, rejoignant sans solution de continuité la commissure. Toute l'ouverture est blanche, irrégulièrement brunâtre intérieurement. La coloration générale de fond est d'un brun lilas sur lequel se détachent de nombreuses macules blanches irrégulières qui donnent l'impression d'être en relief. Une fascie spirale étroite, couleur canelle, interrompue en nombreux endroits, court sur le dernier tour entre la suture et la périphérie. Une seconde fascie plus large et beaucoup plus discontinue occupe la périphérie. En dessous on remarque des mouchetures estompées beaucoup plus claires. La région périombilicale est blanche. L'ex. figuré par Ferus., *Hist.*, pl. 73*a*, fig. 3, est l'ex. de Lk. (voir texte vol. 1, p. 49). La forme en est très bien rendue, mais la coloration, très compliquée, beaucoup moins; la description correspond exactement à l'ex. lamarckien. La fig. de Chenu, *Ill.*, pl. 5, fig. 13, représente presque certainement le même individu, et cependant la coloration est toute différente. L'espèce a été figurée par Reeve, nº 122, qui la mit en synonymie de *H. listeri* Gray; par Küster in Mart. et Chem., pl. 14, figs. 9-10; Pilsbry, vol. 6, p. 220, pl. 55, figs. 51 à 54, et enfin surtout par Kobelt et Möllendorf, *Voyage aux Philippines*, p. 19, pl. 5, figs. 1-9. Ces figures montrent une variation surprenante et surtout une convergence, sinon une iden-

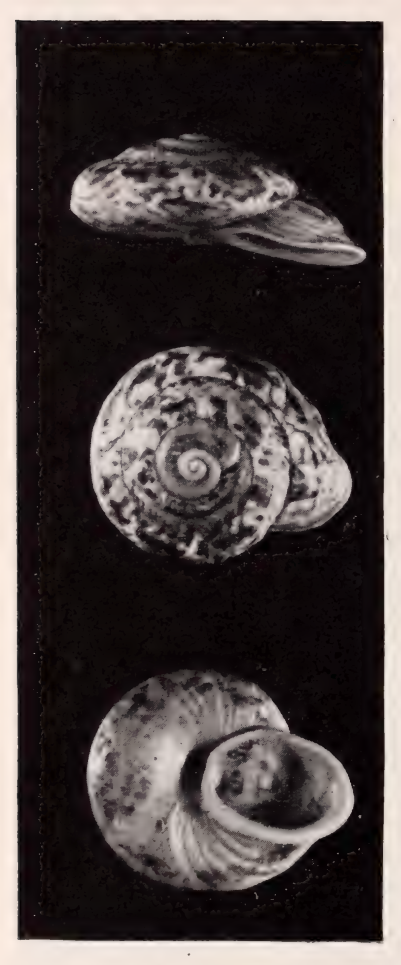


Fig. 39

tité, avec certaines formes de *listeri* Gray. L'ex. de Lk. est de taille majeure, mais non pas caréné, les *listeri* sont généralement de grands individus munis d'une carène. En outre, de tous les ex., tant figurés que vus dans la coll. Deless., nous n'en avons pas observé d'aussi chamarrés. L'espèce doit prendre le nom de *Obba planulata* (Lk.), elle vit dans de nombreuses îles des Philippines, dans les environs de Manille notamment.

Helix labrella Lk., p. 73, n° 28; Madagascar; mon cabinet diam. 18 l. ½ (= 41½ mm.); Mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève: 1 ex. **(fig. 40)**, D. 43½, d. 33 alt. 22 mm. C'est l'ex. figuré par Chenu, *Ill.*, pl. 5, fig. 14, espèce renfermant de nombreuses variétés décrites par Crosse et Fischer et qui porte actuellement le nom d'*Ampelita sepulchralis* Fer., *Hist.*, pl. 75*c*, fig. 7. L'ex. de Lk. est couleur marron au-dessus, les tours embryonnaires sont blancs, les suivants sont rembrunis. La zone périombilicale, le péristome fortement élargi et réfléchi et le callus columellaire sont complétement blancs. L'ouverture, très oblique, porte au milieu du bord péristomien inférieur une sorte de dent obsolète. La spire très aplatie, presque planorbique, montre sur son dernier tour, parallèlement à la suture, une surface aplatie; puis une carène très mousse. Au delà la surface devient légèrement concave jusqu'à une seconde carène subpériphérique également mousse. Cette surface est marquée par une succession de plis obsolètes, dirigés obliquement en avant; la surface montre



Fig. 40

aussi des lignes d'accroissement et des lignes spirales très fines et serrées. L'ombilic, très large, en entonnoir évasé, ne laisse voir qu'un tour et demi de la spire.

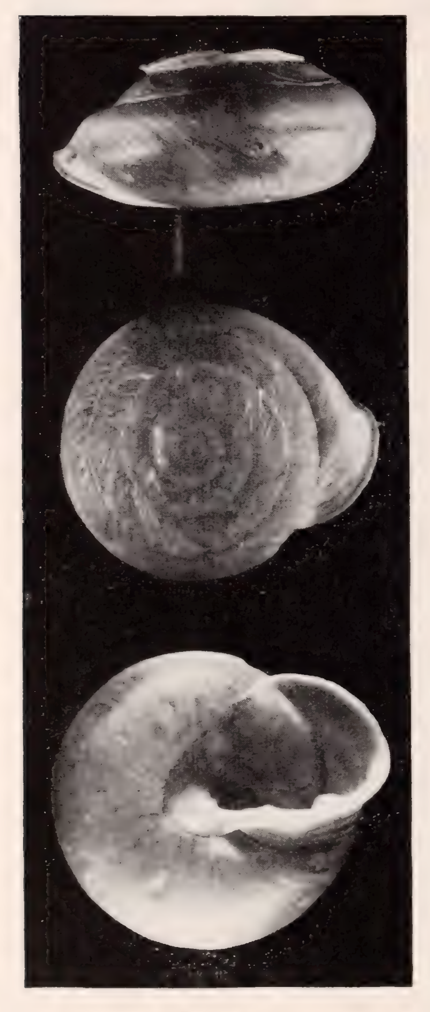


Fig. 41

Helix heteroclites Lk., p. 74, nº 34; Jamaïque, ap. Fer.; mon cabinet; diam. 21 l. (= 47 mm.); Mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève: 1 ex. (**fig. 41**), D. 46½, d. 40, alt. 23½, apert. diam. max. 25m m. Spire de 5 tours, déprimée en dôme surbaissé, à croissance très lente, à suture superficielle, dernier tour comprimé en arrière de l'ouverture. La distance de la suture à la périphérie est de 5 mm. La largeur de l'avant-dernier tour de 6 mm. et de l'antépenultième de 5 mm. Le test est mince, léger, son poids est de 4 gr. ¼. Le dessous de la coquille est fortement convexe. La périphérie du dernier tour est à peine marquée par une carène obsolète, qui s'accentue en remontant le tour. Grâce à une rupture survenue du vivant de l'animal, et réparée dans un plan légèrement dévié, le bord du troisième tour montre une carène tranchante. Cette particularité dont Lk. avait remarqué l'effet, lui avait donné l'idée du nom de *H. heteroclites* à ce cas spécial et accidentel. Il est reproduit par Chenu, *Ill.*, pl. 8, fig. 8[1]. L'ornementation du tour embryonnaire

[1] Il existe 2 pl. 8 ds. l'ouvrage de Chenu!

se compose d'une douzaine de côtes radiales éloignées, bifurquées, et même anastomosées sur le milieu de la largeur. Le reste de la coquille est couvert de granulations allongées, très fines, très régulièrement alignées et qui remplacent les lignes d'accroissement. Ces dernières réapparaissent continues, surtout à la périphérie et vers les sutures. L'extrémité du dernier tour tombe faiblement. La lèvre supérieure du péristome est mince, légèrement dilatée et réfléchie; celui-ci forme à la périphérie un coude en ogive, en dessous il s'élargit et se réfléchit, surplombant une sorte de gouttière munie de deux fossettes qui correspondent à deux fortes dents saillantes, lamellaires, à l'intérieur de l'ouverture. L'ombilic est complètement obturé par la columelle réfléchie. Un cal très mince réunit la commissure labiale à l'ombilic, en le circonscrivant largement vers l'extérieur. La couleur est d'un fauve clair, légèrement violacé; le dessous est éclairci et l'intérieur d'un blanc corné. Lk. avait lui-même établi la synonymie de son espèce avec *Helix lamarcki* Fer., il la considérait comme sa var. B., conformément à Feruss., pl. 57, fig. 2. Deshayes et Pilsbry, entre autres, ont établi une synonymie beaucoup plus étendue et surprenante, pour qui ne possède pas, comme ce dernier auteur un matériel de comparaison très considérable. En tout cas, si on compare le type de Lk. d'*H. heteroclites* avec celui de *Carocolla acutissima* (= *acuta*) du même auteur (*An. s. vert.*, p. 95), il est très difficile d'admettre une synonymie. Cependant, si, comme le dit Pilsbry, tous les intermédiaires subsistent entre ces formes extrêmes, *H. heteroclites* Lk. doit prendre le nom de *Pleurodonte acuta* Lk. *forma monstrosa var. y* de Ferussac. L'espèce vit à la Jamaïque.

Helix discolor. Richard, Mss. in Lk., p. 75, nº 35; habite Cayenne, Richard; mon cabinet; D. 15 l. (= 33¾ mm.); Mss. 2 ex. — Coll. Lk. Genève: 2 ex. **(fig. 42)**[1]; nº 1, D. 34, d. 27½, alt. 20, apert. D. 22, apert. d. 17 mm.; nº 2, D. 34½, d. 28, alt. 19½, apert. D. 22, apert. d. 16 mm. De ces deux ex. de Lk., rien n'indique qu'ils aient appartenu à Richard, mais, comme ce dernier, professeur de botanique à Paris, était l'ami et le contemporain de Lk., c'est

[1] La fig. 42, nº 2 en bas, montre la région ombilicale photographiée dans l'axe, la fig. 42, nº 1 en bas à droite, montre la coquille photographiée perpendiculairement au plan de l'ouverture.

la raison pour laquelle je donne quelques détails sur cette espèce. La paternité officielle du nom doit revenir à FERUSS., *Hist.*, vol. 1, p. 134, pl. 46, figs. 3-6. C'est une espèce de 4½ tours de spire, en dôme peu bombé, à croissance lente; le dessous est fortement renflé. La périphérie est occupée par une carène dont le relief est à peine perceptible, par contre, elle est rendue apparente par un changement de couleur absolument tranché, beaucoup plus brun



FIG. 42

en dessous et éclairci en dessus. Le tour ultime montre, vers son dernier tiers, une contraction qui donne à la coquille une allure proboscidiforme, d'autant plus que la fin de ce tour se dilate fortement et porte à sa partie supérieure un renflement qui dépasse sensiblement le niveau de la carène (voir **fig. 42**, **nº 1** en haut). L'ouverture est ovale, allongée, bordée d'un péristome brun violet qui se réfléchit à l'extérieur sur lui-même, en un repli en forme de manchette, particulièrement développé sur un des individus. Le bord columellaire forme une plage large, biseautée vers l'intérieur, rectiligne; se soudant au bord externe par une dent allongée; il s'applique sur l'ombilic en l'obturant et se continue par un cal finement granuleux, de même substance que le péristome, et rejoignant la commissure. Le sommet de la spire est d'un brun foncé

sur les trois premiers tours, les tours embryonnaires sont régulièrement mallées vers la suture, plus loin l'ornementation se transforme en lignes d'accroissement irrégulières. Un réseau spiral, d'environ 10-15 lignes par millimètre, croise les lignes radiales. Sur l'avant dernier tour, principalement, on remarque des bosselures obsolètes régulières. Cet entrecroisement de trois réseaux donne à la surface l'apparence d'un tissu côtelé. L'espèce est figurée également par CHENU, pl. 8, figs. 9 et 9*a*, il ne s'agit pas des ex. de LK., ceux-ci sont plus petits et plus foncés. D'après PILSBRY, vol. 9, p. 97, l'espèce doit porter le nom de *Pleurodone (Thelidomus) discolor* (Fér.). Nous en possédons une série de la Martinique et une autre de Cayenne.

Helix madagascariensis Lk., p. 76, nº 39; Madagascar, près de Fort-Dauphin, BRUGUIÈRES; mon cabinet; diam 13 l. (= 29 ¼ mm.); Mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève: 1 ex. **(fig. 43)**, D. 29, d. 23, alt. 17, apert. D. 15, apert. d. 14 mm., distance entre le bord colum. et la commissure 6 mm. Tours au nombre de 4½, à spire déprimée, suture bien marquée, tours convexes, le dernier aplati autour de l'ombilic. La croissance est régulière, l'extrémité du dernier tour tombe sensiblement en dessous de la périphérie. Péristome blanc, non épaissi et légèrement réfléchi, bord columellaire plus large autour de l'ombilic, qu'il masque faiblement. Les deux bords sont joints par un cal à peine visible, à limite externe concave. Zone périombilicale en forme d'entonnoir évasé. Ombilic de 3½ mm. environ, laissant apercevoir tous les tours de spire. La coquille, revêtue de son épiderme, est jaune paille clair. La suture est accom-



FIG. 43

pagnée d'une ligne brune d'un demi mm. A mi-distance entre la périphérie et la suture court une bande spirale brune d'environ 3 mm. (près de l'ouverture). La périphérie elle-même est marquée par une troisième bande brune, plus exiguë. Ces bandes transparaissent au travers de la coquille. Premier tour embryonnaire lisse, le second montre des costules d'accroissement d'abord flexueuses puis se résolvant en granulations dès qu'apparaît le réseau spiral. Les côtes longitudinales se transforment alors en chapelets de granules allongés qui s'effacent le plus souvent sur la périphérie et reprennent, obsolètes, sous le tour. Les figures de Feruss., *Hist.*, p. 73*a*, fig. 2, sont si ressemblantes que je ne serais pas étonné que l'ex. lamarckien n'ait servi de modèle. Les figures de Chenu, *Ill.*, pl. 4, fig. 2, représentent aussi certainement le même ex., mais les fascies y sont trop étroites. Pilsbry, vol. 9, p. 157, désigne l'espèce comme *Ampelita madagascariensis* (Lk.) (= *madecassina* Fer.).

Helix javanica Lk., p. 76, nº 40; Java (M. Leschenault); mon cabinet; diam. 13 l. (= 29 ¼ mm.); Mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève: 1 ex. **(fig. 44)**, D. 28, d. 23, alt. 16, apert. D. 15, d. 11 mm., spire de 6 tours, très déprimée, à tours convexes, séparés par une suture bien marquée; dernier tour fortement convexe en dessous. Ouverture à péristome mince, droit, ovale allongé, très échancré par l'avant-dernier tour. Le bord columellaire s'enroule sur une faible portion autour de l'ombilic, mais sans le masquer; celui-ci est étroit (environ 1 ½ mm. de diam.), profond, laissant apercevoir par transparence le sommet de la spire (c'est le seul point où notre description est en désaccord avec les diagnoses de Lk. et de Feruss.). Par contre, la figuration de ce dernier, *Hist.*, pl. 92, fig. 2, montre un ombilic très net, et la description vol. 1, p. 187, le mentionne. L'ornementation se com-



Fig. 44

pose, dès le premier tour, de lignes d'accroissement très obsolètes, puis plus nettes, très serrées et régulières, donnant à la surface supérieure un reflet non pas brillant mais satiné. Existe-t-il une ornementation spirale ? elle est en tout cas très difficile à apercevoir, ce qui n'est pas le cas sur d'autres ex. de notre collection où les côtes se résolvent en chapelets de granules d'une finesse surprenante. Le dessous de la coquille est sensiblement plus lisse et plus brillant. La coloration de l'épiderme est jaune clair, toute la suture est bordée extérieurement d'une zone brune, étroite, estompée. La périphérie du tour, faiblement anguleuse, est occupée par une zone étroite (de 2 mm. environ) d'un jaune plus clair que la teinte de fond. De part et d'autre courent deux bandes brunes, la supérieure d'un mm. env. est très nettement délimitée, l'inférieure, plus large, est sans limite tranchée vers le bas. L'entonnoir circonscrivant l'ombilic est muni d'une tache brun clair, sans limite inférieure (limite figurée pourtant par Feruss.). C'est une coquille légère, non opaque, qui laisse voir à l'intérieur les fascies brunes périphériques. Cette coquille a été décrite par Feruss., *Prodr.* n° 234, sous le nom de *H. javanensis*. La figure représente un individu plus grand, moins déprimé, avec une tache ombilicale délimitée. Pilsbry et Pfeiffer en font une *Nanina (Xesta) javanica* (Lk.). Notre collection renferme des ex. plus hauts, à suture moins marquée et à ornementation finement granuleuse; un des ex. de Java, fourni par Sowerby, est sénestre.



Fig. 45

Helix peruviana Lk., p. 76, n° 41; Pérou (Dombey); mon cabinet; diam 11 l. (= 24¾ mm.); Mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève: 1 ex. **(fig. 45)**, D. 26, d. 21, alt. 15, apert. D. transv. 11½, haut. 13 mm.; ombilic diam. 7 mm. En comparant la diagnose de Lk avec la description de Deshayes, in Feruss., vol. 1, p. 62, pl. 74, fig. 3, de son *Helix laxata*, on se demande si vraiment il s'agit d'une même espèce, tant les différences sont considérables.

D'autre part, Chenu, *Ill.*, pl. 4, fig. 3,a figuré une espèce qui représente à coup sûr la coquille de Lk. Cette dernière est un individu jeune, n'ayant que 3½ tours au lieu de 5 et ne présentant pas les caractéristiques définitives du dernier tour très dilaté et tombant, avec une ouverture beaucoup plus large que haute. Par contre, on n'a pas de peine à reconnaître une spire identique, dans ses 3 premiers tours, à celle des ex. adultes qui atteignent jusqu'à 70 mm. de diam. L'ornementation est dans les deux cas très finement et régulièrement granuleuse, surtout sur les lignes d'accroissement des premiers tours. La couleur de l'ex. de Lk. est d'un jaune rougeâtre, à reflets dorés, la fig. de Chenu n'en donne qu'une idée très inexacte. Lk. dit son espèce gris blanc en dessous; ceci est dû à l'absence d'épiderme et à l'état fruste de l'ex. L'ombilic est très largement ouvert, le péristome n'existant pas, le bord de l'ouverture est tranchant et même un peu détérioré. L'espèce porte actuellement le nom de *Macrocyclis laxata* Feruss.



Fig. 46

Helix simplex Lk., p. 77, nº 42; habitat ?; mon cabinet; diam. 16 l. (= 35 mm.); Mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève: 1 ex. **(fig. 46)**, D. 38¾, d. 33½, alt. 23½, apert. D. 21, d. 21 mm., 6½ tours de spire; coquille convexe, orbiculaire, l'angle d'inclinaison de la spire sur l'axe est de 57º env.; l'angle du plan de l'ouverture sur l'axe 65º. Le dernier tour est faiblement tombant, peu anguleux à la périphérie, convexe en dessous. Zone périombilicale peu marquée. Ouverture peu échancrée par l'avant-dernier tour, péristome simple,

mince, droit, légèrement épaissi sur le bord de la columelle. Celle-ci s'enfonce obliquement dans l'ombilic et l'obstrue en y formant une fossette. Un cal très faible joint les deux bords de l'ouverture qui sont éloignés de 16 mm. Les tours embryonnaires, de couleur rose, sont lisses ou microscopiquement aréolés; tout le reste de la coquille est orné de costules d'accroissement serrées, faiblement ondulées. Le dessus des derniers tours laisse apercevoir, sous une lumière oblique, environ 8 lignes spirales obsolètes. La coquille est jaune paille un peu rosée, lorsque l'épiderme subsiste. La fig. de Chenu, *Ill.*, pl. 4, fig. 4, représente notre individu, mais trop rosé et muni d'une sorte de double carène périphérique, ce qui est exagéré. Il existe bien une zone plus claire au-dessous des tours, mais elle est due à la chute inégale de l'épiderme qui a produit les mouchetures infracarénales que Feruss. (*Hist.*, pl. 25 B, fig. 6) représente avec beaucoup plus de netteté. A ce propos, il est intéressant de constater que Desh. in Feruss., vol. 1, p. 162, indique un diam. de 25 mm. et une haut. de 22 mm. alors que sa fig. montre une coquille de 39 × 25 mm., qui pourrait bien être celle de Lk. Tryon, vol. 2, p. 20, pl. 3, fig. 47, place avec doute cette espèce, provenant d'Amboine, dans les *Nanina (Coelatura)*. Paetel en fait un *Helix*. Je n'ai malheureusement pas trouvé de données plus récentes ni dans Semper, ni dans Kobelt et Mollendorf.

Helix cidaris Lk., p. 77, nº 43; île de Timor; mon cabinet; diam. 15 l. (= 33¾ mm.); Mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève: 1 ex. **(fig. 47)** avec une inscription (de Lk ?) sur le test « timoro », D. 34, d. 29, alt. 26, apert. D. 18, d. 16 mm. Spire conoïde, de 5½ tours; tours embryonnaires aplatis, légèrement striés radialement vers la suture. Cette dernière est doublée d'une étroite bande suprasuturale, visible sur les tours postembryonnaires jusque vers la moitié du dernier tour. Cette particularité indique une coquille probablement carénée à l'état jeune. Par contre, la périphérie du dernier tour, et tout ce qu'on peut voir de l'avant-dernier, sont très arrondis, sans aucune trace de carène. Le dernier tour descend un peu au-dessous de la périphérie; celle-ci est occupée par une bande brune, étroite, presque effacée par place, un peu ascendante vers la fin du tour. Toute la coquille est blanche, lactée, d'un brillant soyeux. L'ornementation se compose de costules d'accroissement nombreuses et larges, d'un réseau spiral se présentant sous forme

d'un fin plissé, logé entre les costules radiales; par place la surface est faiblement martelée.

La surface inférieure est peu déprimée, ce qui donne à l'ouverture presque autant de largeur que de hauteur. La bouche est arrondie, très peu échancrée par le tour pénultième. Péristome simple, mousse, non réfléchi, sauf sur le bord columellaire qui forme une lame triangulaire circonscrivant la moitié de l'ombilic. Celui-ci est réduit à une simple perforation. Le cal pariétal, mince, à limite externe convexe, rejoint la columelle à angle droit.

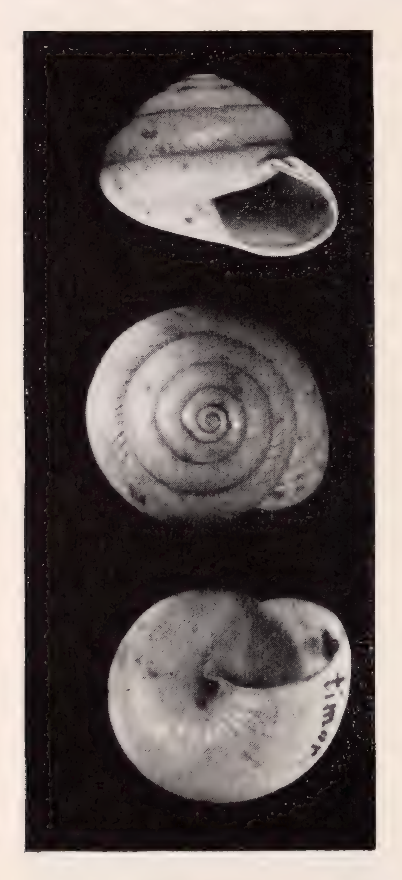


Fig. 47

Lk. donne comme synonyme de son espèce la var. de l'*Helix citrina* de Fer. in *Prodromes* n° 240, c'est un renvoi à une simple énumération; si l'on compare les exemplaires figurés par le même auteur (*Hist. Moll.*, pl. 88, figs. 1-3, vol. I, p. 189) avec le nôtre, on est frappé par des différences qui ne peuvent pas être accidentelles. La plus importante est la présence, chez *H. cidaris*, d'une bande suprasuturale, à structure particulière, très nette sur les premiers tours. Chez les *H. citrina* examinés, la bande qui se montre sous forme d'un petit talus, est toujours infrasuturale. La bouche de *H. citrina* est beaucoup plus haute que large, chez *H. cidaris* nous avons vu que les deux dimensions sont presque égales. *H. citrina*, de forme plus aplatie, montre un dernier tour non tombant. *H. cidaris* a une ornementation plus grossière et un nombre de tours plus grand. Pour ces raisons je crois que l'opinion de Desh. in Lk., *An. s. vert.*, 2[e] édit., p. 45-46 (en note), réunissant *cidaris* à *citrina* sous forme de

simple variété ne peut s'expliquer que par le fait que cet auteur n'a pu examiner l'ex. lamarckien. L'opinion de DESH. n'a du reste pas été retenue par TRYON, vol. 2, p. 52. L'espèce doit être introduite dans les *Xanina (Xesta).* L'ex. de LK. a été reproduit par CHENU, *Ill.*, pl. 4, fig. 5*a*, il montre cependant une ouverture trop contractée.

Helix planospira Lk., p. 78, n° 48; en Italie, Ménard; mon cabinet; diam. env. 10 l. (= 22½ mm.); Mss. 1 ex. — Coll. Lk. Genève: 1 ex. (**fig. 48**, grossi 2 fois env.), D. 22½, d. 19, alt. 11, apert. D. 13, d. 10 mm. Spire plane et même subplanorbique de 5½ tours. Tours convexes, séparés par une suture bien marquée. L'ornementation du tour embryonnaire est granuleuse, puis apparaissent des lignes d'accroissement très serrées, par place finement denticulées sur leur bord, grâce à un très fin réseau spiral. Les granulations du tour embryonnaire se continuent, très espacées, sur la coquille, sous forme de petites verrues sétifères; elles disparaissent sur le dernier tour lequel est fortement bombé en dessous, puis aplati autour de l'ombilic; ce dernier de 3 mm. de diam. env., à paroi verticale, laisse voir les tours de spire. Le test est recouvert d'un épiderme corné, d'abord clair, puis olivâtre, surtout en dessous; il laisse voir un certain nombre de bandes radiales jaunes, ce sont d'anciens bourrelets péristomiens non



FIG. 48

résorbés. Au-dessus de la périphérie court une bande spirale d'environ 1 mm. de largeur, bien délimitée; légèrement plus haut, se trouve une seconde bande brune plus étroite, obsolète; enfin, au-dessous de la périphérie, une troisième bande dont la limite inférieure est estompée [1]. La bouche, très faiblement tombante, est ovale, allongée transversalement. Le péristome, blanc, se réfléchit à angle droit, il est précédé d'une légère constriction jaunâtre; bord inférieur presque horizontal, se continuant par le bord columellaire brusquement redressé et élargi en une lame repliée, masquant légèrement l'ombilic. Le bord de cette lame est distant de la commissure d'environ 8 mm.; ces deux points sont joints par un cal presque imperceptible.

Parmi les figs. que Feruss. donne, (pl. 68, fig. 10) celle du milieu ne convient pas, ainsi que l'a fait remarquer Desh. (in Feruss., vol. 1, p. 24). Les deux autres sont bonnes, abstraction faite de la taille, de l'absence de la bande brune située entre la supracarénale et la suture et de l'apparence de l'ombilic trop ouvert. Les figures de Chenu, pl. 4, fig. 15, qui représentent l'individu type sont exactes; mais elles ne figurent pas non plus la petite bande brune supplémentaire.

C'est une espèce dont la synonymie varie selon les auteurs, je ne suis pas en possession d'un matériel suffisant pour la discuter, me contentant de décrire le Type de Lk. L'espèce est classée par Pilsbry (vol. 9, p. 301) comme *Helicigona (Chilostoma) planospira* (Lk.).

Helix barbadensis Lk., p. 78, nº 49; Barbade; mon cabinet; diam. 9½ l. (= 21¼ mm.); Mss. 4 ex. — Coll. Lk. Genève: 3 ex. **(fig. 49)**; nº 1, D. 22½, d. 18½, alt. 13 mm., c'est probablement l'ex. figuré par Chenu, *Ill.*, vol. 4, fig. 12; nº 2, D. 22, d. 18, alt. 12 mm., ex. presque totalement dépourvu de son épiderme; nº 3, D. 21, d. 17¾, alt. 11½ mm., ex. complètement décoloré, blanc. Les trois individus ont 5 ou 5½ tours. Spire très déprimée, premiers tours aplatis, séparés par une suture linéaire, montrant qu'ils sont carénés dans le jeune âge. Le tour embryonnaire est lisse, rosé, la coquille se couvre ensuite de costules d'accroissement

[1] Les deux premières photos montrent mal les bandes brunes décrites dans le texte, on les aperçoit nettement sur le bord interne du péristome de la figure inférieure.

très serrées sur lesquelles il n'est pas possible d'apercevoir de striolation spirale. Le tour ultime montre à sa périphérie une perturbation des lignes d'accroissement, avec un léger décalage indiquant la place de la carène. Cette dernière est occupée, chez les individus de coloration isabelle par une bande spirale plus claire. Le dessous de la coquille est convexe, un peu aplati autour de la région ombilicale. Fin du dernier tour tombant brusquement, légèrement gibbeux à sa partie supérieure. Le péristome, immédiatement précédé d'un contraction en forme de gouttière, est de couleur brun

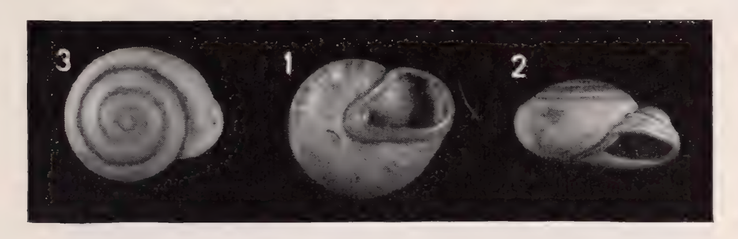


Fig. 49

rosé, largement replié sur lui-même à l'extérieur, en forme d'épaisse manchette. Ouverture très oblique sur l'axe, le bord externe est arrondi, l'inférieur large, rectiligne, forme un biseau interne muni de 2 denticulations irrégulières orientées dans le sens du bord. Le bord columellaire est largement réfléchi sur l'ombilic qu'il recouvre complètement. Un callus à bord relevé joint sans discontinuité le bord columellaire à la commissure. Vu à la loupe, le callus et la columelle ne montrent pas de granulations, même microscopiques. La fig. de Chenu, *Ill.*, pl. 4, fig. 12, donne une idée très exacte d'un des ex. de Lk. Cependant, une ombre mal placée donne l'impression d'une disjonction entre le callus et la commissure, c'est une erreur. Desh. in Feruss., *Hist.*, vol. 1, p. 148, pl. 47, fig. 2, pl. 48, fig. 2, et pl. 49 A, fig. 2, a réuni sous le même nom, les *H. dentiens* Fer., *isabella* Fer. et *barbadensis* Lk., groupant des formes dont les extrêmes sont vraiment très dissemblables. Pilsbry, vol. 5, pp. 84-86, a séparé, je pense avec raison, les *H. dentiens* Fer. des *isabella* Fer. (= *barbadensis* Lk.). Les *H. dentiens* de la Guadeloupe que nous possédons, montrent tous une forme plus globuleuse, avec un tour de spire en plus, l'ouverture est presque horizontale, à bord inférieur plus fortement denté et même lobé par une dent calleuse sur le bord droit. Le péristome

épaissi n'est pas réfléchi en forme de manchette, la columelle et le callus (ce dernier peu relevé sur le bord externe) sont très finement granuleux. L'ornementation montre une striolation spirale très nette; en outre, la couleur est beaucoup plus foncée, allant jusqu'au brun marron et à l'olivâtre. L'espèce de Lk. est introduite dans la nomenclature actuelle sous le nom de *Pleurodonte (Caprinus) isabella* Fer. (= *barbadensis* Lk.).

Helix hippocastanum Lk., p. 79, nº 51; Martinique; mon cabinet; diam. env. 9 l. (= 20 ¼ mm.); Mss. 2 ex. — Coll. Lk.



Fig. 50

Genève: 2 ex. **(fig. 50)**; nº 1, D. 21, d. 18½, alt. 15, apert. D. 14½, d. 9½ mm.; nº 2, D. 22, d. 19, alt. 17½, apert. D. 14½, d. 9 mm., 5½ tours de spire. Coquille très globuleuse, les premiers tours sont très peu convexes, à suture linéaire superficielle. Tours embryonnaires rose brun, très finement ponctués. Les autres tours montrent de nombreuses costules d'accroissement et un second réseau de plis spiraux obliques, et non pas perpendiculaires à l'axe, couvrant toute la coquille de ses rides descendantes, lui donnant un aspect finement tressé. Ultime tour tombant brusquement vers l'ouverture, et présentant une gibbosité suivie d'une constriction en gouttière, en arrière du péristome. L'ouverture montre un bord supérieur droit suivi d'un bord externe presque vertical, et d'un inférieur subhori-

zontal. Le péristome est blanc jaunâtre, faiblement réfléchi à l'extérieur; le bord droit porte deux dents saillantes intérieurement, la supérieure petite, la seconde plus forte, triangulaire. Le bord inférieur, réfléchi, montre une arête interne munie de plusieurs petites dents irrégulières. La columelle s'étale sur l'ombilic qu'elle recouvre complètement d'un cal épais et relevé, qui se transforme, avant la commissure, en une très forte dent pariétale, lamelleuse, lisse ou dentée, obstruant une partie de l'ouverture. La couleur est brun marron, seule une bande blanc jaunâtre, étroite, occupe la périphérie du dernier tour (cette bande se voit mal sur les figures). La figuration de CHENU, *Ill.*, pl. 10, fig. 3, est exacte, mais ne représente pas les ex. de LK.

Cette espèce a reçu primitivement le nom de *H. punctata* Born, puis celui de *H. nux denticulata* de Chemn., enfin celui de LK. Elle est classée sous le nom de CHEMN. car celui de BORN s'applique déjà à une autre espèce. C'est le *Pleurodonta (Caprinus) nux denticulata* Ch.

(A suivre)

Liste des espèces mentionnées

Afin de permettre de se rendre compte du contenu de chaque partie de ce travail, nous avons établi une première liste courante renvoyant aux figures et à la pagination du présent fascicule.

Nom	Page	N° de la Figure
Ordre premier: Ptéropodes	689	Pas d'exemplaires
Ordre deuxième: Gastéropodes . .	689	
Chiton peruvianus Lk.	689	1
Patella apicina Lk.	689	—
Patella barbata Lk.	690	—
Patella longicosta Lk.	690	—
Patella spinifera Lk.	690	—
Patella aspera Lk.	691	2
Patella luteola Lk.	691	3
Patella pyramidata Lk.	692	—
Patella plumbea Lk.	692	4
Patella scutellaris Lk.	693	—
Patella safiana Lk.	693	5
Patella lineata Lk.	694	—
Patella tarentina Lk.	694	6
Patella punctata Lk.	695	7
Patella puncturata Lk.	696	8
Patella javanica Lk.	696	— (Siphonaria)
Patella tuberculifera Lk.	697	9
Patella viridula Lk.	698	—
Patella galathea Lk..	698	10
Patella australis Lk.	700	(manque)
Patella cymbularia Lk.	700	11

Nom	Page	N° de la Figure
Umbrella indica Lk.	701	(manque)
Umbrella mediterranea Lk. . . .	701	(manque)
Emarginula rubra Lk.	701	12
Fissurella crassa Lk.	702	—
Fissurella cayenensis Lk.	702	13
Fissurella lilacina Lk..	703	14
Fissurella rosea Lk.	704	15
Fissurella radiata Lk.	705	16
Fissurella viridula Lk.	707	17
Fissurella hiantula Lk.	708	18
Fissurella pustula Lk.	710	19
Fissurella fascicularis Lk. . . .	710	20
Fissurella javanicensis Lk. . . .	711	21
Fissurella depressa Lk.	713	(manque)
Fissurella peruviana Lk.	713	22
Fissurella gibberula Lk.	714	23
Fissurella minuta Lk.	716	24
Pileopsis intorta Lk.	717	25
Pileopsis subrufa Lk.	719	26
Calyptraea extinctorium Lk. . . .	720	27 *a* et *b*
Calyptraea laevigata Lk.	722	28
Crepidula unguiformis Lk. . . .	723	29
Crepidula dilatata Lk.	724	30
Crepidula peruviana Lk..	726	31 *a, b, c*
Bulla cornea Lk.	728	32
Bulla fragilis Lk..	729	33
Dolabella fragilis Lk.	730	—
Ordre troisième: Trachélipodes . .	730	
Helix vesicalis Lk.	730	34 *a* et *b*
Helix polyzonalis Lk.	733	—
Helix monozonalis Lk.	733	35 (*H. clairvillia* Fer.)
Helix lineolata Lk.	735	—
Helix mutata Lk.	735	—
Helix galactites Lk.	736	36
Helix microstoma Lk.	737	37
Helix bonplandi Lk.	738	38
Helix planulata Lk.	739	39
Helix labrella Lk.	741	40
Helix heteroclites Lk.	742	41
Helix discolor Richard (Fer.) . .	743	42
Helix madagascariensis Lk. . . .	745	43
Helix javanica Lk.	746	44
Helix peruviana Lk.	747	45
Helix simplex Lk.	748	46
Helix cidaris Lk.	749	47
Helix planospira Lk.	751	48
Helix barbadensis Lk.	752	49
Helix hippocastanum Lk.	754	50

Tome 57 nº 35 — Décembre 1950

Neue Arachnoidea aus Nordtirol

von

E. SCHENKEL
Basel

Mit 6 Textabbildungen.

Die folgend beschriebenen Formen entstammen Aufsammlungen von Dr. Heinz Janetschek, Innsbruck.

Troglohyphantes tirolensis n. sp.
(Fig. 1, *a—e*)

♀: Cephalothorax 1 mm lang, 0,92 breit; vordere Augenreihe 0,35, hintere 0,37 mm breit; die vordere Reihe ist in Vorderansicht ganz schwach recurv; die Augendurchmesser sind = 0,05 mm, das mittlere Intervall = 0,015, ein seitliches = 0,07 mm; die hintere Reihe ist in Oberansicht fast gerade, kaum recurv; die Augendurchmesser = 0,07 mm; die Seitenaugen scheinen wegen schräger Ansicht nur 0,045 breit; das mittlere Intervall = 0,05, ein seitliches = 0,04 mm; das Trapez der Mittelaugen ist vorn 0,13, hinten 0,23 mm breit und 0,17 lang; der Clypeus ist 0,16 mm hoch; beide Mandibeln zusammen sind oben 0,5, unten 0,6 mm breit und 0,6 mm lang; der Oberrand der Klauenfurche trägt 3 aequidistante grosse Zähne; der apikale bleibt ziemlich weit vom Klauengelenk entfernt, der basale ist etwas kürzer und schiefer als die anderen. Das Sternum ist 0,67 mm lang und ebenso breit. Palp 1,88 mm (0,6+0,17+0,36+0,75). Bein I 7,68 mm (1,96+0,4+2,1+2,09+1,13); II 7,19 mm (1,8+0,4+2+1,9+1,09); III 5,8 mm (1,6+0,37+1,5+1,53+0,8); IV 7,08 mm (1,92+0,33+1,91+1,92+1). Die Femora I, etwas weniger II, sind in der Basalhälfte oben konvex, auf ⅓ der Länge am dicksten, an der Basis und im End-

drittel etwas dünner; F IV trägt oben nahe der Basis einen Stachel; F I-III in der Basalpartie 1 — 1 — 1, II links 1 — 1 — 1 — 1, dazu innen auf $^1/_3$ der Länge einen Stachel; alle Patellen oben-

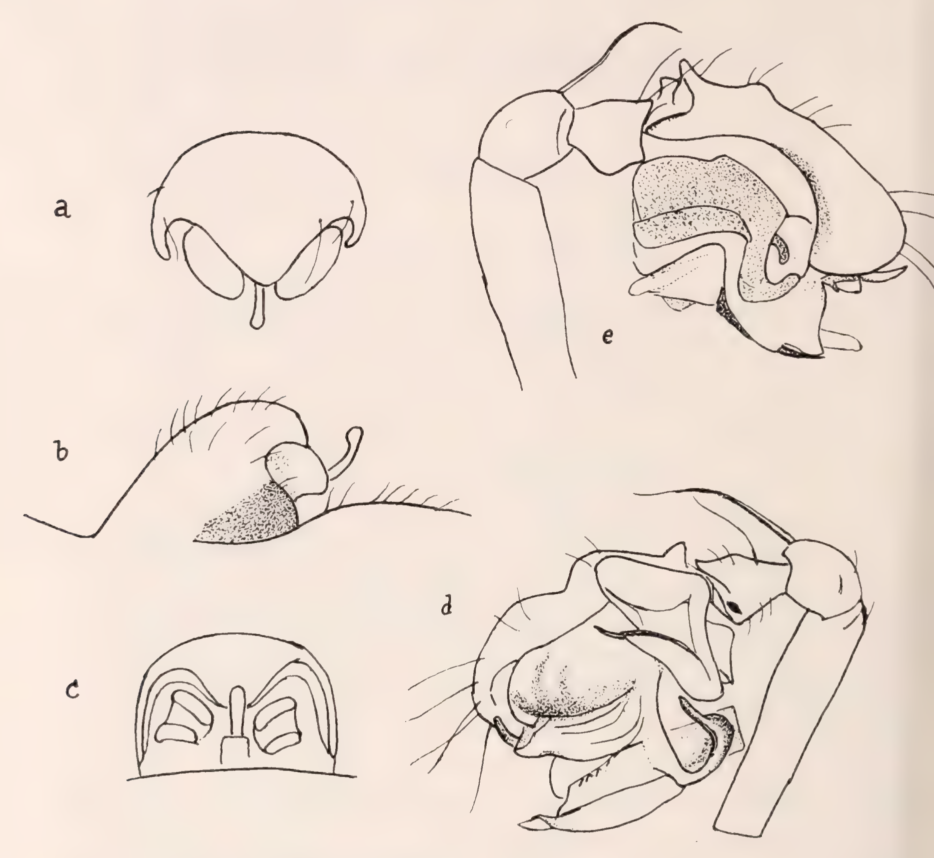


Fig. 1: *Troglohyphantes tirolensis* n. sp.
Epigyne des ♀ *a* — von unten,
b — von der Seite,
c — von hinten,
L. Palp des ♂ *d* — von aussen,
e — von innen.

apikal mit langer Stachelborste; die Stacheln der Tibien sind teilweise abgebrochen, oben, vorn, hinten, sowie unten-aussen je 1 — 1 (hinten-apikal 1 ?); Metatarsen oben, innen und aussen je 1 auf $^1/_5$ bis $^1/_4$ d. L. Die Epigyne ist von unten betrachtet 0,3 mm lang, 0,38 breit.

Der Cephalothorax ist hellbraun, etwas graulich rauchig getrübt, besonders auf den kurzen Strahlenflecken; gegen den Rand wird die Trübung stärker, zu äusserst schwärzlich; die Augen sind von kräftigen schwarzen Ringen umgeben. Die Mandibeln sind etwas reiner und rötlicher als der Cephalothorax. Das unebene Sternum ist braunschwarz. Hüften und Beine sind hellbraun. Der Hinterleib ist grau. Durch die fast geraden Augenreihen und die reichliche Bestachelung der Femora auffallend.

♂: Cephalothorax 1,21 mm lang, 1,1 breit; Abdomen 1,6 lang, 1 breit; Stirnbreite 0,5 mm; vordere Augenreihe recurv, 0,4 mm breit; Durchmesser der Seitenaugen 0,08, der Mittelaugen 0,03 mm; ein seitliches Intervall ist = 0,08, das mittlere kleiner als 0,03 mm; die hintere Augenreihe ist recurv, 0,4 mm breit; Durchmesser eines Seitenauges ist = 0,05, eines mittleren 0,07 mm, ein seitliches Intervall = 0,05, das mittlere = 0,08; das Viereck der Mittelaugen ist vorn 0,11, hinten 0,2 mm breit und in Vorderansicht 0,15 mm lang. Der Clypeus ist 0,25 mm hoch, die Mandibeln sind 0,55 mm lang und zusammen 0,5 breit. Bein I 8,76 mm (2,3, 0,4, 2,4, 2,4, 1,26); B. IV 7,73 mm (2,08, 0,35, 2,1, 2,15, 1,05). Der Femur I trägt oben eine Reihe von 3 Stacheln, unten 2 Reihen steifer, abstehender Borsten, wovon 4—5 stärker sind; an der Patella steht oben am Ende eine lange, gerade Borste; die Tibia trägt oben 1, vorn 3, hinten und unten je 2 Stacheln; am Metatars steht vorn auf $1/3$ der Länge und oben noch näher der Basis je 1 Stachel; Tibia II hat oben und hinten je 1, vorn 1 — 1, T. III oben und vorn 1, hinten 1 —1, T. IV oben, vorn und hinten je 1 — 1 Stachel. Der Vorderrand der Mandibelfurche trägt 3 Zähne mit merklichen Zwischenräumen, deren mittlerer etwas grösser ist. Der Vorderkörper ist hell orangebraun, ebenso die Beine, der Hinterleib ist hellgrau.

Fundort: Fritz-Otto-Höhle am Fusse der Ostwand des Zettenkaisers (Wilder Kaiser); 1680 m ü. M.); Eingangsregion (5—6 m innerhalb Eingang); 23.6 und 25.8.1946. Wohl troglophil ?

Troglohyphantes janetscheki n. sp.

(Fig. 2, *a—c*)

♀: Cephalothorax 1 mm lang, 0,7 breit; Abdomen 1,6 mm lang, 1 mm breit; die vordere Augenreihe ist gerade, 0,31 mm breit; die Seitenaugen und die seitlichen Intervalle sind je 0,05 mm breit,

die Mittelaugen sind je 0,036 mm breit, ihr Intervall ist etwas kleiner als ihr Durchmesser; die hintere Reihe ist ganz schwach recurv, 0,35 mm breit; Durchmesser der Mittelaugen = 0,067, der Seitenaugen = 0,05, das mittlere Intervall = 0,05, ein seitliches etwas grösser als 0,03 mm; das Viereck der Mittelaugen ist in Vorderansicht 0,2 mm lang, hinten ebenso breit, vorn nur 0,11 mm breit. Der Clypeus ist 0,1 mm hoch; die Mandibeln sind 0,43 mm lang, beide zusammen unten ebenso breit, weiter oben schmäler. Das Sternum ist 0,6 mm lang, 0,55, am Hinterende zwischen den C. IV 0,16 mm breit. Palp 1,9 mm (0,54+0,22+0,36+0,78); Bein I 3,21 mm (0,81+0,3+0,8+0,7+0,6, Klauen inbegriffen); II 2,95 mm (0,77+0,3+0,71+0,67+0,5); III 2,67 mm (0,71+0,3+0,65+0,61+0,4); IV 3,8 mm (0,95+0,3+0,95+0,95+0,65). Palp (von innen betrachtet) mit je einer langen, gebogenen Stachelborste oben vor dem Ende der Patella und Tibia, ausserdem an letzterer 2 kürzere innen präapikal; etwa 5 schwächere stehen am Tars; die Endkralle ist sehr wenig gebogen, sie hat unten an der Basis einen spitzwinkligen Zahn; der Femur I hat innen in der Endhälfte einen Stachel wie Leptyphantes, unten steife, fast stachelähnliche Borsten; an der Tibia stehen oben 1—1 sehr dünne borstenähnliche Stacheln, dazwischen 2 Trichobothrien,

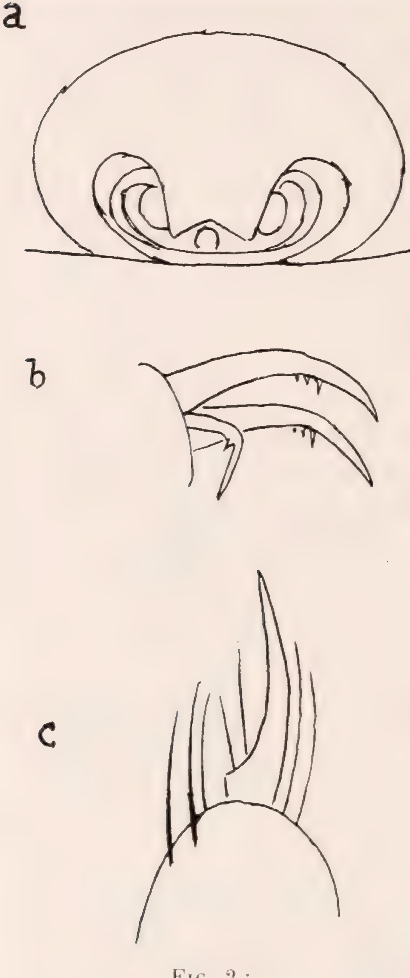


Fig. 2 :
Troglohyphantes janetscheki n. sp. ♀
a — Epigyne von unten,
b — Klauen des Tars IV.
c — Klaue des Palps.

vorn, hinten und unten ungefähr in der Mitte je 1 etwas kräftigerer Stachel; am Metatars steht oben vor der Mitte eine lange, ziemlich dünne, abstehende, kaum stachelähnliche Borste, davor noch ein Trichobothrium; an Bein III sind die Stacheln der Tibia und des Metatars schon kräftiger, auch die Patella trägt oben apikal 1 Stachelborste (an P. I und II nur Borste); Tibia IV oben mit 1 — 1 Stachel; Metatars II—IV nur 1 Stachel oben. Die Hauptklauen (Tars IV) tragen unten distal der Mitte eine Gruppe von 3—4 benachbarten Kammzähnchen, deren letztes beträchtlich grösser ist als die übrigen. Die Nebenklaue ist sehr stark gebogen und hat unten an der Biegung ein kleines Zähnchen. Die Epigynenplatte ist 0,3 mm lang, 0,43 breit. Der Cephalothorax ist braun, ein ziemlich breiter Rand, Strahlenstriche und ein wappenschildförmiger vorn dreispitziger Fleck am Hinterkopf sind etwas grau angelaufen; die Mandibeln, Hüften und Beine sind hellbraun; der Hinterleib ist dunkelgrau.

Fundorte: Zillertaler Alpen: Berliner-Spitze, 3252 m ü. M.; 3.7.1946: 3 ♀.

· (Fig. 3) Trattenjoch, ca. 3000 m ü. M., 6.8.1946:

Das Exemplar stimmt mit den vorigen nicht ganz überrein. Cephalothorax 0,9 mm lang, 0,7 breit; Abdomen 1,6 mm lang, 0,83 breit; vordere Augenreihe leicht procurv, 0,33 mm breit; ein Seitenauge 0,06 mm, ein seitliches Intervall 0,08, ein Mittelauge 0,04, das mittlere Intervall 0,03 mm; hintere Reihe 0,33 mm, Seitenauge und seitliches Intervalje 0,04, Mittelauge 0,06, Mittell intervall 0,05; Mittelaugenviereck vorn 0,11, hinten 0,17 mm breit, in Oberansicht 0,15, von vorn gesehen 0,13 mm lang. Clypeus 0,11 mm hoch; Mandibeln 0,4 mm lang, nach unten leicht auseinanderweichend; Furchenvorderrand mit 3 grossen, der hintere mit 4—5 sehr kleinen Zähnen. Eine Maxille ist 0,2 mm lang, am Grunde 0,13 breit; das herzförmige Sternum ist 0,53 mm lang, 0,51 breit, sein Hinterende ist zwischen den weitgetrennten C. IV abgerundet zugespitzt. Palp 1,01 mm (0,3+0,1+0,21+0,4); Stacheln am Palp: Pat. und Tib. oben vor dem Ende je 1, Tib.

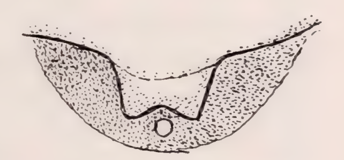


Fig. 3: *Troglohyphantes janetscheki* Var. ♀ Epigyne von unten.

innen (1 abgebr.) — 1, Tars oben-aussen und -innen nahe der Basis je 1, oben-innen in der Mitte 1, aussen und innen jenseits der Mitte je 1, unten-aussen und -innen je 1 — 1 (Mitte und Ende); die Klaue ist kaum gebogen, sie trägt unten in der Mitte ein kaum sichtbares anliegendes Zähnchen. Bein I 3,29 mm (0,86+0,3+0,8+0,73+0,6); II 3,04 mm (0,8+0,26+0,75+0,7+0,53); III 2,7 mm (0,78+0,21+0,6+0,63+0,48); IV 3,6 mm (1+0,25+0,85+0,9+0,6). Alle Femora tragen oben keine Stacheln, an Fem. I steht innen auf $^2/_3$ der Länge ein eigentlicher Stachel, ausserdem etwas weiter unten-innen ein dünnerer, langer, mehr eine Stachelborste, eine analoge findet sich auch an den Femora II—IV; Patella I oben apikal mit dünner Stachelborste; Tibia I oben auf $^1/_3$ und $^3/_4$ der Länge mit 1—1 langen aber dünnen Stachelborsten, unten-aussen steht jenseits und unten-innen in der Mitte je ein stärkerer Stachel und innen auf $^2/_3$ ein schwächerer; am Metatars I—IV steht oben auf $^1/_3$ d. L. 1 St.; B. II ist ähnlich bewehrt wie I; an den Tib. III und IV stehen oben 1 — 1 ziemlich starke Stacheln, unten-vorn 1 in der Mittel. Hauptklauen der Tarsen unten mit Gruppe von gedrängten Kammzähnchen; Nebenklaue mit 1 Zahn unten annähernd in der Mitte. Der Cephalothorax ist sehr dunkel braun, der Rand und undeutliche Radien sind schwärzlich; der Hinterleib ist schwarz; Mandibeln, Palpen und Beine sind hellbraun; die Hüften sind etwas trüber als die Beine; das Sternum ist sehr dunkel kastanienbraun. Die gewölbte Epigynenplatte hat wie die des *T. janetscheki* hinten in der Mitte eine winklige Einbuchtung, aber die Endpartie der Platte ist seitlich winklig gegen den vorderen Hauptteil abgesetzt; sollten sich die Unterschiede beider Formen bei weiteren Funden als konstant erweisen, so schlage ich für die vorliegende den Namen *Troglohyphantes nanus* vor.

Panamomops similis n. sp. ?

(Fig. 4, *a* und *b*)

♀: Körper 1,6 mm; Cephalothorax 0,76 mm lang, 0,65 breit; Abdomen 0,96 lang, 0,66 breit; Stirn hinter den abgerundeten Stirnecken 0,4 mm breit; vordere Augenreihe 0,21, hintere 0,23 mm; Trapez der Mittelaugen vorn 0,1, hinten 0,13 mm breit, 0,15 lang; Mandibeln 0,33 mm lang, und zusammen ebenso breit; Bein I

2.09 mm (0,6+0,25+0,53+0,41+0,3); B IV 2,32 mm (0,67+0,2+0,61+0,51+0,33).

Die vordere Augenreihe ist deutlich recurv; ihre Mittelaugen sind etwas kleiner als die hinteren; die hintere Reihe ist fast gerade, kaum procurv; ihre Augen sind subegal, doppelt so breit als ihre Intervalle. Am Vorderrand der Mandibelfurche stehen 3 ? plumpe, subegale Zähne dicht beisammen. Die Stacheln der

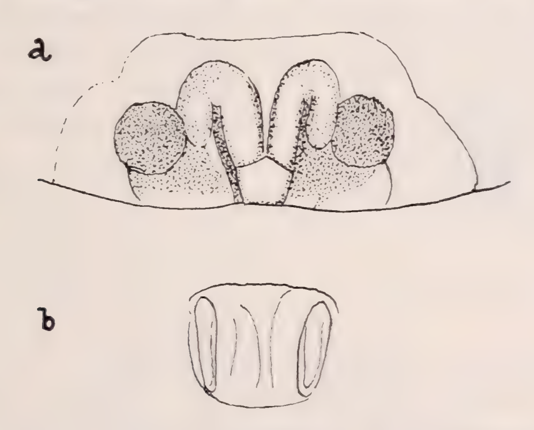


Fig. 4: *Panamomops similis* n. sp. ? ♀ Epigyne
a — unter Flüssigkeit, *b* — trocken.

Beine sind ziemlich lang, aber mehr borstenförmig; an allen Patellen oben am Ende 1, an den Tibien 1 oben in der basalen Hälfte; unten an den Femora I—III steht eine Reihe abstehender Borsten, nur deren letzte ist fast stachelähnlich. Die trockene Epigyne gleicht der von *P. mengei* Simon, doch ist die Grube zwischen den parallelen Leisten viel schmäler. Die Körperfarbe ist graulich testac; der Rand des Cephalothorax ist schwarz, darüber steht eine submarginale Reihe gelber Flecke; die Beine sind hell orangegelb.

Fundort: Igls bei Innsbruck, ca. 900 m ü. M., 12.5.1946; 1 ♀.

Genus ? Species ?

(Fig. 5)

♀: Körper 1,6 mm; Cephalothorax 0,6 mm lang, 0,48 breit; Abdomen 1,1/0,8, vordere Augenreihe 0,21, hintere 0,25 mm; Gruppe der hinteren Mittelaugen 0,13 mm; Mandibeln 0,27 mm lang, unten zusammen ebenso breit. Sternum 0,4 auf 0,38 mm.

Bein I: Tibia 0,38, Metatars 0,31, Tars ohne Klauen 0,25 mm. Die vordere Augenreihe ist procurv; ihre Mittelaugen sind etwas mehr als halb so breit als die seitlichen; das mittlere Intervall ist so breit als ein Mittelauge, die seitlichen sind kleiner als das mittlere; die hintere Reihe ist gerade; ihre Augen sind subegal; das mittlere Intervall ist so gross wie ein Augendurchmesser, ein seitliches kaum grösser als ein Radius. Der Hinterrand der Mandibelfurche trägt 4 sehr kleine Zähnchen. Das Sternum ist gewölbt, glänzend, dunkel kastanienbraun.

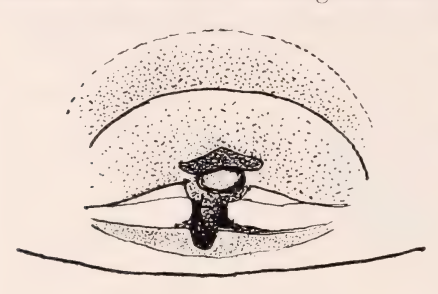


Fig. 5:
Gen. ? Spec. ? ♀ Epigyne.

Der Stachel an Tibia IV ist nicht viel stärker als eine Borste und nicht viel länger als das Glied breit ist; der Metatars IV trägt kein Trichobothrium. Der Cephalothorax ist ziemlich dunkel olivbraun; der Kopf ist unbestimmt heller; die Beine sind hell-, endwärts fast weisslichorange; der Hinterleib ist hellbraun, nach aussen allmählich graulich; etwas vor der Mitte beginnt eine Reihe von 4 undeutlichen, dünnen, breiten flachen Winkeln, die nach hinten allmählich noch flacher werden.

Fundort: Zillertaler-Hochalpen, Hornkees-Vorfeld, Zone I, ca 2050 m ü. M., 6.7.1946; 1 ♀.

Tarentula aculeata (Cl.), Var.

(Fig. 6, *a* und *b*)

♀: Cephalothorax 5 mm lang, 3,5 breit; Abdomen 6,8 auf 5 mm; Kopf 1,7 mm breit; vordere Augenreihe 0,83 mm, ein Seitenauge 0,13, ein seitliches Intervall 0,08, ein Mittelauge 0,16, das mittlere Intervall 0,06 mm; vordere Reihe der Dorsalaugen 1 mm, Augendurchmesser 0,35, Intervall 0,3 mm; hintere Dorsalaugenreihe 1,3 mm, Durchmesser 0,28, Intervall 0,75 mm. Mandibeln 2,05 mm lang, zusammen 1,8 mm breit; Unterrand der Klauenfurche mit 2 grossen Zähnen, Oberrand mit 3 kleineren, deren mittlerer grösser ist. Bein I 11,4 mm (3,2+1,5+2,5+2,4+1,8). An der Tibia I stehen unten 3 Paar Stacheln, die apikalen inbegriffen,

vorn 1 — 1; Metatars vorn 1, unten 2 — 2 lange und am Ende mit einem Wirtel von 6 ? kürzeren; Femur oben mit 1 — 1 — 1 (der letzte abgebrochen), vorn vor dem Ende 1.

Der Cephalothorax ist dunkelbraun mit subparalleler rotbrauner Mittelbinde, die etwa so breit ist wie der Zwischenraum

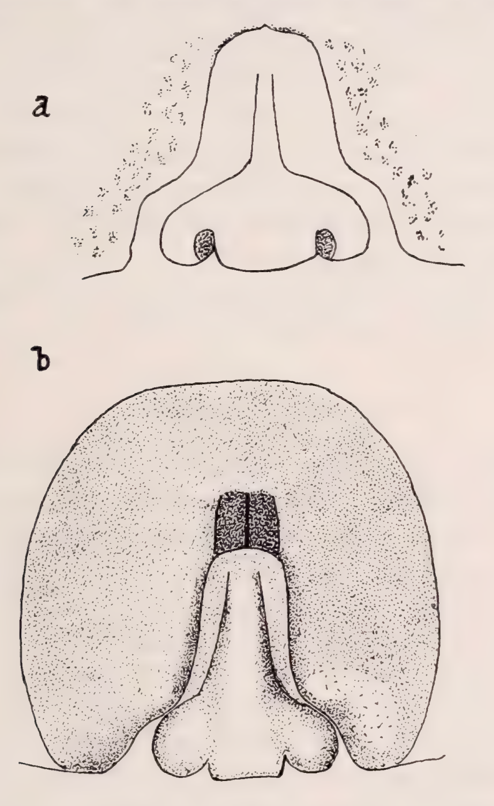


FIG. 6: *Tarentula aculeata* (Cl) Var. ♀ Epigyne
a — unter Flüssigkeit, *b* — trocken.

der Hinteraugen; von der Mittelritze nach hinten ist sie leicht verschmälert, hell orangebraun behaart; an den Brustseiten sind je 2 dünne Randbinden durch spärliche hellbraune Härchen angedeutet. Der rötlichbraune Cardialstreif ist nicht lanzettlich wie bei der typischen Form, sondern wie bei vielen Lycosen gestaltet; seine vorderen $^2/_3$ sind parallelseitig, etwa doppelt so lang als breit, die kürzere hintere Partie ist halb so breit als die vordere; die Hinterenden beider Teile sind in fast quere Seitenzweige ausge-

zogen; seine Behaarung ist bei der Vorderwand am längsten und hellsten, fast weisslich, nach hinten wird sie anliegend, hell-, in den hinteren $^{2}/_{3}$ schliesslich dunkelbraun, die hell orangefarbene Umrandung des Cardialstreifs ist nicht kontinuierlich sondern in Flecke aufgelöst; 2 Paare begrenzen ihn seitlich, 4 mittlere, nach hinten an Breite abnehmende folgen nach; diese Flecke sind weiss behaart. Die Seiten des Hinterleibs sind schwarzbraun. Die Femora der Beine sind undeutlich heller und dunkler rotbraun geringelt, unten schwarz; die folgenden Glieder sind rotbraun. Die Mandibeln sind dunkel rotbraun, nach unten dunkler; die Mundteile sind rotbraun; das Sternum ist fast schwarz, die Hüften sind orangebraun; der Bauch ist braun, sein mittleres Feld ist am dunkelsten, von 2 helleren Längsbinden begrenzt.

Fundort: Wilder Kaiser bei Kufstein: « Bettlersteig », 1400 m ü. M., Buchen-Tannenmischwald; 9.6.1946; 1 ♀.

Nemastoma janetscheki n. sp.

♂: Körper 1,4 mm lang, 0,9 breit; Basalglied der Cheliceren 0,3 mm lang, 0,13 breit; Schere 0,4 mm lang; Palp mit Trochanter 3,05, ohne letzteren 2,8 mm lang; der Trochanter ist spindelförmig, 0,25 mm lang, 0,11 dick; der Femur ist 0,88 mm lang, basal 0,07, in der Mitte 0,09 mm dick; die Patella 0,88 auf 0,09 mm; die Tibia 0,67 auf 0,09, endwärts etwas dünner; der Tars 0,37 auf 0,07, sein Umriss gleicht einem sehr schlanken Kümmelkorn. Bein I 4,96 mm, Femur 1,36 mm lang, basal 0,07, sonst 0,08 mm dick; Patella 0,37 lang, basal 0,08, auf $^{2}/_{3}$ der Länge 0,13 dick; Tibia 0,86 lang, basal 0,07, apikal 0,09 dick; Metatars 1,47 lang, basal 0,07, sonst 0,05 dick; Tars 0,9 lang; B II 8,66 mm (2,3+0,33+1,7+2,37+1,6); III 5,33 mm (1,5+0,35+0,9+1,65+0,93); IV 7,76 mm (2,4+0,33+1,3+2,5+1,23).

Der Körper ist hellbraun, weich, glatt, mit zerstreuten, abstehenden, schwarzen Börstchen besetzt; das Basalglied der Cheliceren hat oben apikal einen kleinen, konischen Hügel, der 2 Börstchen trägt; die Palpen ohne Trochanter sind doppelt so lang als der Körper, mit Trochanter $^{4}/_{15}$ von B II; der spindelförmige Trochanter ist in der Mitte am dicksten, die übrigen Glieder sind alle dünner, subcylindrisch; sie sind grau, mit senkrecht abstehenden, am Ende kugelig verdickten Börstchen dicht

besetzt; der Tars ist relativ länger und dünner als der von *N. lugubris*. Die Beine sind hellgrau, zylindrisch, mit wenig zahlreichen, steifen schwarzen, mehr oder weniger Reihen bildenden Börstchen besetzt; die Oberseite von Tibia I ist zwischen den Börstchen ziemlich dicht mit kürzeren, schief stehenden Härchen bedeckt; die Femora haben 1, F II 2 basale Pseudogelenke; sie sind, besonders F I, ziemlich stark und regelmässig gebogen; die Patellen sind oben etwas konvex, dicker als die übrigen Glieder; diese sind dünn, annähernd zylindrisch.

♀: Körper 1,6 mm lang, 1,2 breit; Augenhügel niedrig, 0,16 mm lang, 0,23 breit; Basalglied der Cheliceren 0,46 mm lang, 0,167 dick; Schere 0,5 mm lang; Palp ohne Trochanter 3,53 mm (1,1+1,1+0,9+0,43). Die Länge der leicht bogenförmig gekrümmten Femora wurde der Sehne nach gemessen; rB I 7,1 mm (2+0,4+1,2+3,5); lB 6,7 mm (1,9+0,4+1,2+3,2); rB II 10,8 mm (3,4+0,5+1,8+3,6+1,5); lB 11,5 mm (3+0,4+2,4+5,7); B III l. 7,9 mm (2+0,5+1,2+3,7); B IV 12,3 mm (3+0,5+3+5,8).

Basalglied der Cheliceren ohne Tuberkel oben am Ende. Die Palpen sind denen des ♂ ähnlich. Nur Femur II hat 2 basale Pseudogelenke, an den anderen Femora sind keine deutlichen vorhanden; alle Femora sind gebogen, besonders F I; alle Beinglieder mit Ausnahme der Patella sind wie beim ♂ dünn, zylindrisch mit wenig zahlreichen schwarzen Börstchen versehen. Die Körperhaut ist glatt, weich, ohne Tuberkel oder Körnelung; die Farbe ist hellbraun, nach aussen weisslich; die Beine sind hell-, die Palpen dunkler grau; die Augen, sowie die Enden der Scherenfinger sind schwarz. Von *N. lugubris* verschieden durch die Farbe, die glatte, weiche Haut, die längeren Palpen und Beine mit dünnen, zylindrischen Gliedern.

Fundort: Fritz-Otto-Höhle im Wilden Kaiser bei Kufstein; 1680 m ü. M.; Eingangsregion (vgl. *Troglohyphantes tirolensis* n. sp.); 25.8.1946; 1 ♂, 1 ♀; wohl troglobiont.



Tome 57, nº 36. — Décembre 1950.

Aus dem Histologischen Institut der Universitat Lausanne
(Dir.: Prof. Dr. O. Bucher)
und dem Anatomischen Institut der Universitat Zurich
(Dir.: Prof. Dr. G. Töndury).

Karyometrische Untersuchungen an Gewebekulturen

III. Weitere Untersuchungen über die Kerngrössen in Kulturen von verschiedenen Geweben und von Geweben verschiedener Tiere

von

O. BUCHER und R. GATTIKER

Mit 5 Textabbildungen.

A. Fragestellung und Methodik

In unseren früheren Publikationen haben wir uns vor allem mit der Methodik karyometrischer Untersuchungen an Deckglaskulturen (O. Bucher 1949, 1950; O. Bucher und B. Horisberger 1950, I. Mitteilung) sowie mit dem Verhalten der Kerngrössen in Bindegewebekulturen des Menschen, des Huhnes und insbesondere des Kaninchens (O. Bucher und R. Gattiker 1950, II. Mitteilung) befasst. In der vorliegenden III. Mitteilung wollen wir die Kerngrössenverhältnisse in von verschiedenen Tieren (Kaninchen, Meerschweinchen, Maus, Huhn) und vom Menschen stammenden Fibrocyten- bzw. Fibroblastenkulturen untersuchen und miteinander vergleichen sowie uns auch dem Studium verschiedener Gewebe — Fibroblasten, Myoblasten und Osteoblasten — ein und desselben Tieres (Huhnes) zuwenden. Ueber solche vergleichende

Untersuchungen an in vitro gezüchteten Geweben ist unseres Wissens in der Literatur noch nie eine Mitteilung erschienen. Dagegen hat schon 1934 O. BIRKENMAIER, angeregt durch die variationsstatistischen Untersuchungen von W. JACOBJ (1925) über das rhythmische Wachstum der Zellkerne, die Kerngrössen in Schnittpräparaten aus homologen Organen verschiedener Wirbeltierklassen untersucht. Er konnte dabei feststellen, dass bei verschiedenen Wirbeltieren die für ein bestimmtes Organ typischen Kernvolumina nicht unübersehbar variieren, sondern dass je nach der Zugehörigkeit zu den verschiedenen Wirbeltierklassen bzw. -ordnungen ein jeweilen genau geregeltes Verhalten besteht. G. SAUSER (1936), der ebenfalls der Einfachheit halber vorwiegend die kugeligen Leberzellkerne gemessen und seine Untersuchungen über weitere Wirbeltierarten ausgedehnt hat, konnte die Angaben von O. BIRKENMAIER weitgehend bestätigen.

Alle für unsere Untersuchungen verwendeten Kulturen waren sogenannte Deckglaskulturen. Sie wurden nach dem Prinzip des hängenden Tropfens in dem aus 1 Tropfen Blutplasma und 1 Tropfen Gewebe- oder Embryonalextrakt bestehenden Kulturmedium — an der Unterseite eines über dem Hohlschliff eines Objektträgers montierten Deckgläschens — gezüchtet. Für die Kultur der Kaninchen-, Meerschweinchen- und Hühnergewebe wurde homologes Medium verwendet; die Mäuse-Fibroblasten wurden in Hühnerplasma und einem Gemisch von Mäuse- und Hühnerembryonalextrakt, die menschlichen Fibroblasten in Menschen- oder Hühnerplasma und Menschen- oder Hühnerembryonalextrakt gezüchtet. Einzelheiten über die Technik der Gewebezüchtung ist in der Spezialliteratur nachzulesen.

Die Kulturen wurden — für die vergleichenden Untersuchungen gewöhnlich am zweiten Tage nach dem Umpflanzen in das betreffende Medium (2.-Tagskulturen) — alle in genau gleicher Weise in Carnoy'scher Flüssigkeit fixiert, mit Eisenhämatoxylinlack nach v. MÖLLENDORFF gefärbt und als Totalpräparate über die aufsteigende Alkoholreihe und Xylol in Canadabalsam eingeschlossen.

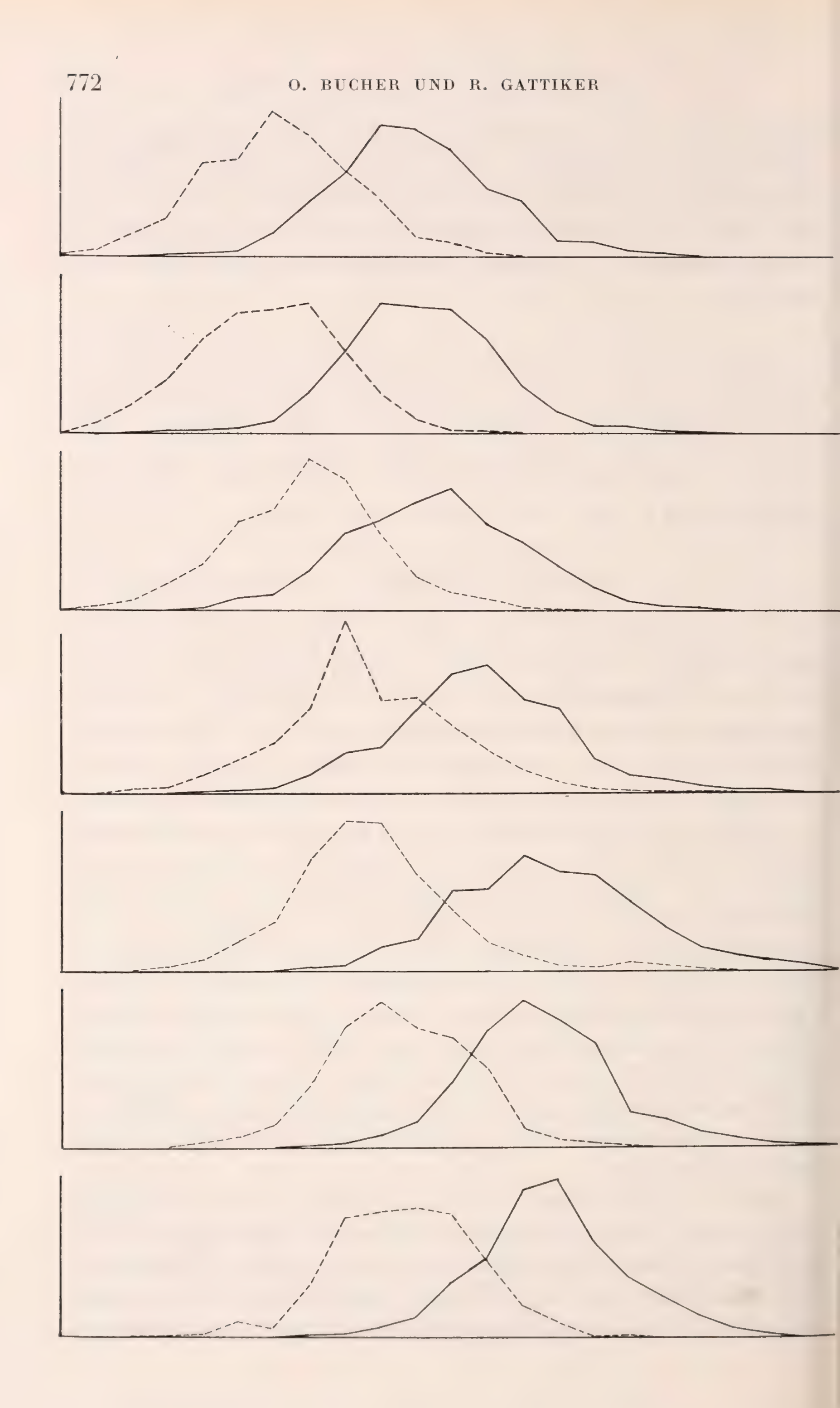
Auf Einzelheiten der von uns ausgearbeiteten Methodik der Kerngrössenmessung in Gewebekulturen soll hier nicht mehr näher eingegangen werden; eine genaue Beschreibung findet sich in unseren oben zitierten Arbeiten. Im Prinzip beruht unser Ver-

fahren darauf, dass wir mit einem Projektions-Zeichenapparat bei 1500-facher Vergrösserung die Umrisse der grössten optischen Schnittebene der Kerne — die dem Deckgläschen parallel liegt, was mit den Spannungsverhältnissen im geronnenen Medium zusammenhängt — zeichnen und nachher mit dem Planimeter auswerten.

Auf den dritten, senkrecht dazu stehenden Durchmesser können wir verzichten, da wir uns in diesem Zusammenhang weniger für die absolute Grösse der Kerne als für ihre Grössenproportionen interessieren. Wenn sich die Volumina zweier Kerne K_1 und K_2 wie 1: 2 verhalten, dann verhalten sich, wie wir mathematisch abgeleitet haben (O. BUCHER und B. HORISBERGER), die dazu gehörenden, leicht messbaren Projektionsflächen F_1 und F_2 wie $1 : \sqrt[3]{4}$, also wie 1 : 1,5875.

Es ist nun zweckmässig, die durch die Messung gewonnenen Einzelwerte in geeigneter Weise in Klassen zusammenzufassen. Von grundlegender Bedeutung ist, wie wir unten noch an einem Beispiel zeigen werden, die Wahl des Einteilungsmasses. Einfach wären die Verhältnisse dann, wenn wir voraussetzen könnten, dass eine symmetrische Verteilung im Sinne einer Glockenkurve vorliegt; dann könnte man nämlich die Mitte der Kurve als geometrisches Mittel aller Einzelwerte berechnen. Da wir indessen — zumindest beim gegenwärtigen Stand unserer Untersuchungen — zu dieser Voraussetzung nicht berechtigt sind, müssen wir auf empirischem Wege zu einer geeigneten Klasseneinteilung gelangen. Wir benützen dazu vorbereitete Tabellen (vgl. in der I. und besonders in der II. unserer Mitteilungen), die wir ausgehend von einer theoretisch angenommenen Klassenmitte F = 98, 100, 102, 104, 106, 108 und 110 μ^2 berechnet haben. Dabei hat sich gezeigt, dass sich beim Einteilungstyp „98" und „110" die gleichen Zahlenwerte ergeben, die gegeneinander allerdings um eine Zwischenklasse (siehe unten) verschoben sind. Eine Berechnung weiterer Klassentypen würde deshalb keine grundsätzlich neuen Möglichkeiten mehr eröffnen.

Bei der Berechnung der Klassen haben wir nicht mit den numerischen Werten der planimetrierten Flächen, sondern mit deren Logarithmen gearbeitet. Nur so (vgl. auch E. HINTZSCHE 1945 und 1946) bekommt man eine biologisch richtige Gliederung, wobei nun auch in der graphischen Darstellung der Verdoppelungs-



schritt von K_1 zu K_2 dem von K_2 zu K_4 oder von K_4 zu K_8 gleichwertig ist und der Verdoppelung der Kerngrösse auch eine Verdoppelung der Klassenbreite entspricht (Einzelheiten in unseren früheren Mitteilungen).

Als Regelklassen bezeichnen wir die Kerngrössenklassen K_1, K_2, K_4 etc., in welchen die Frequenzmaxima liegen können. Es hat sich nun gezeigt, dass in den unbeeinflussten Gewebekulturen immer zwei aufeinander folgende Regelklassen vertreten sind: die kleineren Kerne (K_1) liegen in der an das Mutterstück grenzenden Innenzone, die grösseren (K_2) in der Aussenzone des Randschleiers. Da wir, wie oben ausgeführt wurde, nicht mit den Volumina, sondern mit den Projektionsflächen arbeiten, unterscheiden sich die mittleren Kerngrössen zweier aufeinander folgender Regelklassen, in unserem Beispiel also der Zellen der Innen- und der Aussenzone, immer um den Faktor 1,5875.

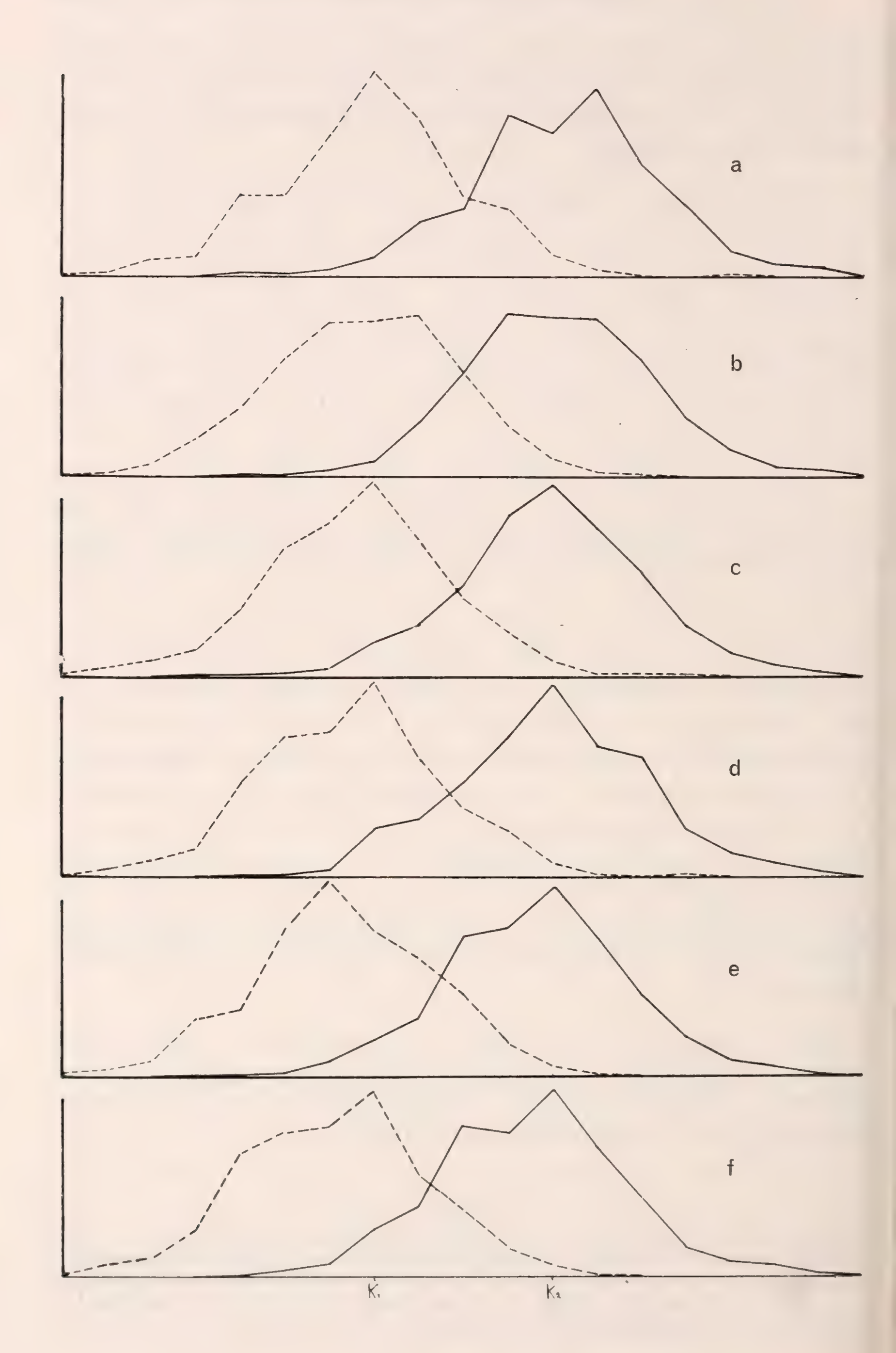
Die weitere Einteilung wird nun so vorgenommen, dass zwischen je zwei Regelklassen noch drei Zwischenklassen eingeschoben werden; die mittlere dieser Zwischenklassen ist die sogenannte Mittelklasse, welche gelegentlich besonders hervortritt (vgl. z. B. Abb. 1, Klassentyp 98).

Die Schwierigkeit liegt nun darin zu entscheiden, welcher Klassentyp die biologischen Verhältnisse am unverfälschtesten wiedergibt. In Abbildung 1 haben wir die Kurven dargestellt, wie sie sich aus der Einteilung eines bestimmten Kernmaterials (Hühnchen-Fibroblasten aus einem Herzexplantat) in unsere sechs Klassentypen ergeben. Die gestrichelte Kurve links entspricht den Kerngrössenverhältnissen in der an das Mutterstück grenzenden Innenzone, die ausgezogenen Kurve rechts denen in der Aussenzone des Randschleiers. Die Kurven sind so geordnet, dass die entsprechenden Werte von K_1 und K_2 bei den verschiedenen Klassen untereinander fallen. Welches ist nun die massgebende Kurve ?

Die Unterschiede, die bei der Einteilung des gleichen Kernmateriales in die verschiedenen Klassentypen zwischen den einzelnen Kurven entstehen, sind gross genug, dass mit der χ^2-Methode in manchen Fällen sogar gesicherte Abweichungen fassbar sind.

Abb. 1.

Kerngrössen-Frequenzkurven aus Hühnchen-Fibroblastenkulturen, wie sie sich bei der Einteilung der gleichen Messresultate in alle unsere Klassentypen (von oben nach unten $K_1 =$ 104, 106, 108, 98, 100 und 102 μ^2) ergeben. Gestrichelte Kurven = Innenzonen (1500 Kerne), ausgezogene Kurven = Aussenzonen (1500 Kerne).


a
b
c
d
e
f
K1
K2

Wir haben versucht, diesem Problem auf mathematischem Wege, d. h. durch Berechnung verschiedener Kurvenelemente wie mittlere quadratische Abweichung, Symmetrie und Wölbungskoeffizient näher zu kommen (für Einzelheiten vgl. O. Bucher und R. Gattiker, II. Mitteilung). Eine befriedigende Lösung konnte jedoch noch nicht gefunden werden.

So liegt nun in der Auswahl des unseren Kerngrössen-Frequenzkurven zugrundeliegenden Klasseneinteilungstypus noch eine gewisse Willkür. Es ist notwendig, auf diesen bisher noch ungenügend geklärten Faktor hinzuweisen, bevor wir uns mit dem Vergleich der Kerngrössen von verschiedenen Geweben und von Geweben verschiedener Tiere, welcher das Hauptthema der vorliegenden Arbeit ist, befassen können.

Wir haben den Vergleich der Kerngrössenverhältnisse in den verschiedenen Kulturen auf zwei verschiedene Arten durchgeführt; einmal so, dass wir für die aus allen Geweben ermittelten Resultate den gleichen Klassentypus gewählt haben (wobei sich alle Messresultate am besten in den Typus „106" einteilen liessen, Abb. 2), und dann noch mit den „schönsten" Kurvenpaaren, deren Klassen mit dem Frequenzmaximum immer drei Zwischenklassen auseinander liegen (Abb. 4).

B. Vergleichende Untersuchungen mit Bindegewebekulturen verschiedener Tiere und des Menschen

In Abbildung 2 haben wir die Kerngrössen-Frequenzkurven verschiedener Gewebe, wie sie sich bei der Einteilung in den Klassentyp „106" ergeben haben, der Grösse nach geordnet dargestellt. Am kleinsten sind die Kerne der Hühner-Fibroblasten (sowohl aus dem Haut- wie aus dem Herzexplantat), dann folgen die Kerne der Hühner-Osteoblasten, die in der Innen- und in der Aussen-

---

Abb. 2.

Kerngrössen-Frequenzkurven aus Bindegewebekulturen verschiedener Tiere und des Menschen bei Einteilung aller Messresultate in den Klassentyp „106". Auf der X-Achse ist in logarithmischen Abständen die Kerngrösse, auf der Y-Achse die Frequenz (numerisch) aufgetragen. Gestrichelte Kurven = Innenzonen, ausgezogene Kurven = Aussenzonen. *a*) Hühnchen-Fibroblasten (Hautexplantat), *b*) Hühnchen-Fibroblasten (Herzexplantat), *c*) Hühnchen-Osteoblasten, *d*) Kaninchen-Fibrocyten, *e*) Mäuse-Fibroblasten, *f*) Meerschweinchen-Fibrocyten und *g*) Menschen-Fibroblasten.

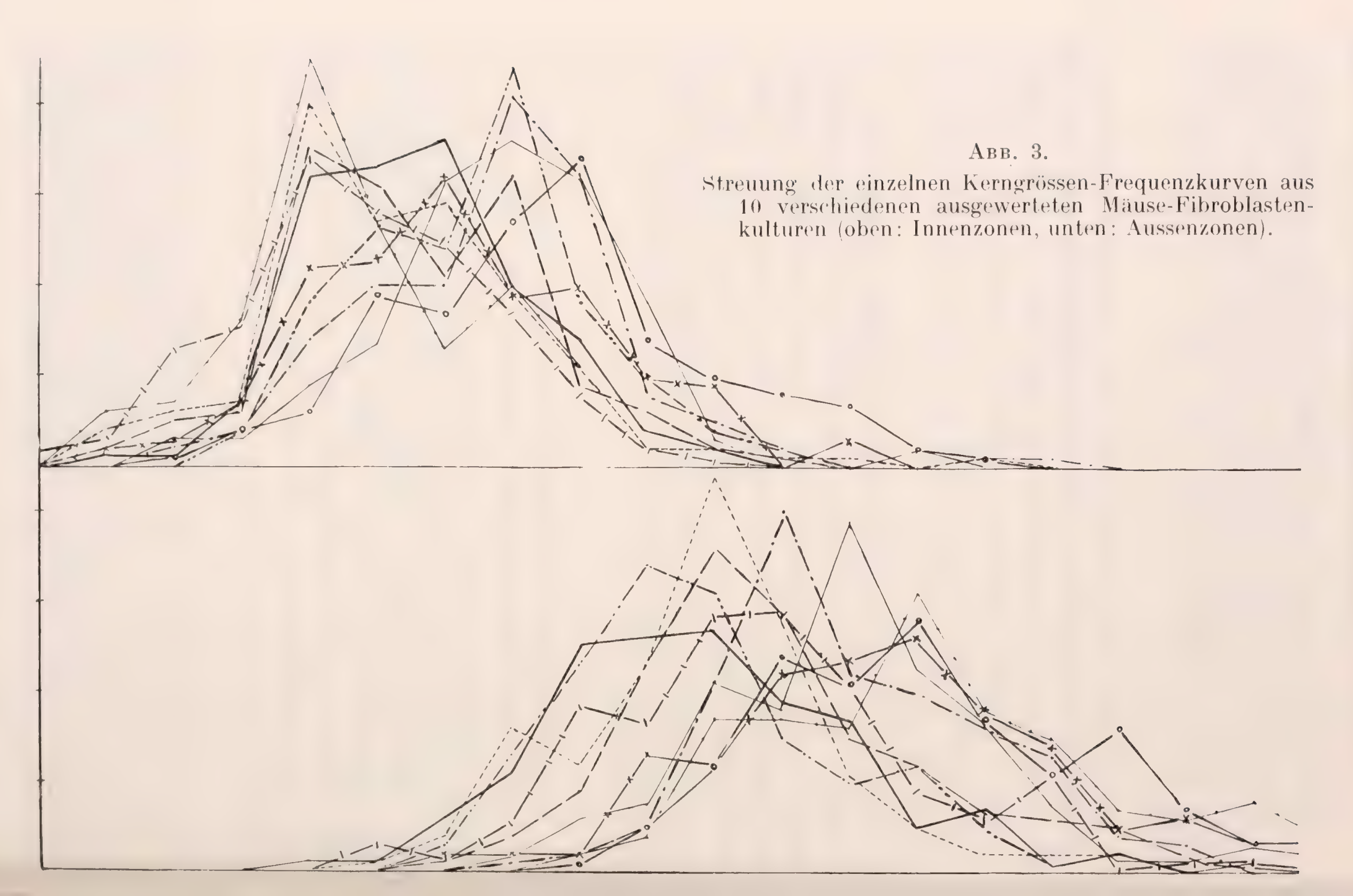


Abb. 3.

Streuung der einzelnen Kerngrössen-Frequenzkurven aus 10 verschiedenen ausgewerteten Mäuse-Fibroblastenkulturen (oben: Innenzonen, unten: Aussenzonen).

zone durchschnittlich um eine Zwischenklasse grösser sind, dann —wieder je um eine Zwischenklasse nach rechts verschoben — die Kerne der Bindegewebszellen des Kaninchens und der Maus. Ungefähr in die gleiche Grössenkategorie fallen die Kerne der Meerschweinchen-Fibrocyten, während die der menschlichen Fibroblasten abermals um eine Zwischenklasse grösser sind. Dabei ist nun allerdings zu berücksichtigen, dass wir bei Hühnchen, Maus und Mensch embryonales Gewebe (Fibroblasten) explantiert haben, indes wir das Bindegewebe (Fibrocyten) bei Kaninchen und Meerschweinchen jungen Tieren entnommen haben.

Es ist bekannt, dass in der Ontogenese die Zellkerne mit zunehmender Entwicklung im allgemeinen kleiner werden, wie z. B. C. Keller (1930) für die Leberzellkerne von Hühnern gezeigt hat. Da unsere Gewebekulturen aus technischen Gründen nicht einheitlich von Embryonen oder Jungtieren eines bestimmten Alters stammen, ist unser Kernmaterial in dieser Hinsicht heterogen.

Ausserdem haben wir bei den einzelnen Kerngrössen-Frequenzkurven, die wir aus den verschiedenen Mäuse-Fibroblastenkulturen gewonnen haben, eine aussergewöhnlich grosse Streuung erhalten (vgl. Abb. 3), obschon wir nur von zwei verschiedenen Embryonen explantiert haben (jedoch war das Milieu in seinem Mischungsverhältnis nicht in allen Passagen einheitlich).

Auch in der Abbildung 4, die wir so gewonnen haben, dass wir die Kerngrössenverhältnisse der Innen- und der Aussenzonen je in einem eigenen Koordinatensystem dargestellt und dafür die „schönsten" Variationskurven vom Bindegewebe der untersuchten Tierarten gewählt haben, ergibt sich inbezug auf die Lage der Frequenzmaxima die gleiche Reihenfolge. Die Zellkerne in unseren Menschen-Bindegewebekulturen sind gerade doppelt so gross wie die Kerne in den Hühner-Fibroblastenkulturen. Das gleiche Verhältnis hat W. Jacobj (1931) bei seinen Untersuchungen an Leberzellkernen feststellen können (128 μ^3 beim Menschen, 61,6 μ^3 beim *Gallus domesticus*). Auch G. Sauser (1936), der noch Leberzellkerne verschiedener weiterer Tierarten gemessen hat, fand unter den in unsere Untersuchungen einbezogenen Tieren beim Huhn die kleinsten Zellkerne; dann folgen etwa in der gleichen Grössenordnung die Kerne von Kaninchen und Maus, währenddem die Zellkerne des Meerschweinchens grösser waren als die des Menschen. In unseren Bindegewebekulturen waren indessen die

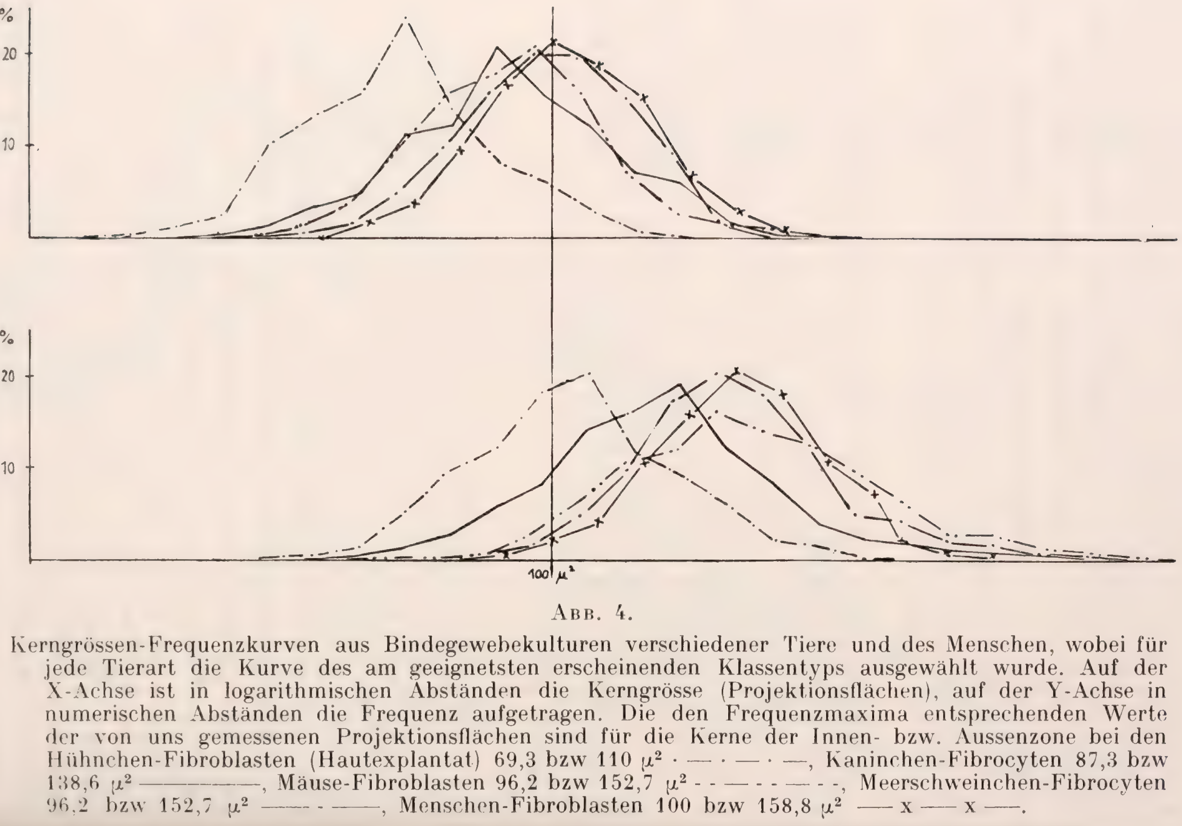


ABB. 4.

Kerngrössen-Frequenzkurven aus Bindegewebekulturen verschiedener Tiere und des Menschen, wobei für jede Tierart die Kurve des am geeignetsten erscheinenden Klassentyps ausgewählt wurde. Auf der X-Achse ist in logarithmischen Abständen die Kerngrösse (Projektionsflächen), auf der Y-Achse in numerischen Abständen die Frequenz aufgetragen. Die den Frequenzmaxima entsprechenden Werte der von uns gemessenen Projektionsflächen sind für die Kerne der Innen- bzw. Aussenzone bei den Hühnchen-Fibroblasten (Hautexplantat) 69,3 bzw 110 μ^2 · — · — · —, Kaninchen-Fibrocyten 87,3 bzw 138,6 μ^2 ————, Mäuse-Fibroblasten 96,2 bzw 152,7 μ^2 - - — - - — - -, Meerschweinchen-Fibrocyten 96,2 bzw 152,7 μ^2 —— - ——, Menschen-Fibroblasten 100 bzw 158,8 μ^2 — x — x —.

menschlichen Fibroblasten am grössten, was jedoch — wie schon oben angedeutet — möglicherweise dadurch zu erklären sein könnte, dass wir von Embryonen explantiert haben. Ähnliche Befunde wie G. SAUSER hat auch W. JACOBJ erhalten (vgl. O. BIRKENMAIER Tab. III).

Aus unseren Ergebnissen geht hervor, dass mit der Explantation in vitro die artspezifischen Kerngrössen in ihren Proportionen grundsätzlich erhalten bleiben. Wohl treten in der Aussenzone der Kultur, wie wir schon früher gezeigt haben (O. BUCHER und R. GATTIKER, II. Mitteilung), Kerne mit dem doppelten Volumen auf, was jedoch keinen Einfluss auf die Proportionen der Kerngrössen verschiedener Tierarten hat.

Wir wollen nun noch untersuchen, ob sich die verschiedenen

TABELLE 1.

Charaktere der Kerngrössen-Frequenzkurven aus Bindegewebekulturen verschiedener Tiere und des Menschen.

Die oberen Werte beziehen sich auf den in Klammern angegebenen Einteilungstypus der in Abb. 4 dargestellten Kurven; die unteren Werte sind (um Zufälligkeiten noch Möglichkeit auszuschliessen) die Mittelwerte aus 3 verschiedenen Klasseneinteilungen. I = Innenzone, A = Aussenzone.

	Mittlere quadratische Abweichung		Flächenwert-Symmetrie		Wölbungs-koeffizient	
	I	A	I	A	I	A
Hühner-Fibroblasten (Hautexplantat) („98") . .	2,11	2,36	0,13	0,02	3,12	3,59
Mittelwert aux „98", „106", „108"	2,12	2,34	0,08	0,10	3,19	3,72
Kaninchen-Fibrocyten („98")	2,50	2,65	–0,28	0,01	3,94	4,07
Mittelwert aus „98", „106", „108"	2,57	2,63	0,49	0,08	3,93	4,52
Meerschweinchen-Fibrocyten („108")	1,92	2,37	–0,33	–0,45	2,92	5,29
Mittelwert aus „98", „106", „108"	1,94	2,38	0,42	0,43	2,85	5,05
Menschen-Fibroblasten („100")	1,97	2,25	–0,17	–0,19	3,48	3,94
Mittelwert aus „100", „102", „104"	1,99	2,25	0,09	0,09	3,41	3,92

Kerngrössen-Frequenzkurven, die wir aus Bindegewebekulturen des Menschen und verschiedenen Tierarten ermittelt haben, nicht nur in ihrer Lage zur X-Achse, sondern auch in ihrem Charakter unterscheiden.

Die Variationskurven aus den Hühner-Fibroblastenkulturen (Hautexplantat) haben — besonders in der Innenzone — hohe, schlanke Gipfel. Die Variationsbreite ist in der Aussenzone etwas grösser als in der Innenzone, hält sich aber im allgemeinen in mässigen Grenzen. Die Flächenwert-Symmetrie (vgl. Tab. I) ist für Aussen- und Innenzone sehr gut; der Wölbungskoeffizient als Mass für die relative Abplattung der Wölbung einer Häufigkeitskurve (vgl. auch A. Schwarz 1943, S. 166 ff) kommt, besonders in der Innenzone, dem einer Normalkurve ($\beta_2 = 3{,}0$) recht nahe.

Die Kurven aus den Kaninchen-Fibrocytenkulturen besitzen eine breitere Basis, d. h. eine grössere Variationsbreite, und dementsprechend ist nun auch die mittlere quadratische Abweichung, das ist der Abstand der beiden Wendepunkte der Kurve von der Mittelordinate der Normalverteilung (A. Schwarz, S. 148, A. Linder, S. 47), wesentlich grösser als bei allen anderen Frequenzkurven. Sie beträgt (vgl. auch Tab. I) in der Innenzone 2,57 und in der Aussenzone 2,63 gegenüber 2,12 bzw. 2,34 bei den Hühnchen-Fibroblastenkernen. Die Gipfel sind ebenfalls schlank, aber im allgemeinen etwas weniger hoch als die aus den Hühnchen-Fibroblastenkulturen ermittelten Frequenzkurven, die Wölbungskoeffizienten relativ gross.

Die Variationsbreite der aus Meerschweinchen-Fibrocytenkulturen gewonnenen Kerngrössen-Frequenzkurven ist in der Innenzone am kleinsten von allen verglichenen Kurven, in der Aussenzone etwas grösser als bei den Hühner- und Menschen-Fibroblasten, jedoch deutlich kleiner als bei den Kaninchen-Fibrocyten. Das Kurvenbild unterscheidet sich insofern von den beiden oben beschriebenen Kurven aus Hühnchen- und Kaninchengewebekulturen, als die Gipfel nun relativ breit sind und die Kurvenschenkel flacher verlaufen. Diese sind in ihrem apikalen Teil von oben gesehen konvex, währenddem sie bei den vorher besprochenen Kurven — zumindest in der Innenzone — im allgemeinen konkav sind. Der Wölbungskoeffizient der Innenzone stimmt ziemlich gut überein mit dem einer Normalverteilung.

Ein ähnliches Bild wie die Variationskurven der Kerne von

Meerschweinchen-Fibroblasten bieten auch die der menschlichen Fibroblastenkerne: Auch sie weisen breite Gipfel und flach verlaufende Kurvenschenkel auf. Die Variationsbreite und die mittlere quadratische Abweichung unterscheiden sich nicht wesentlich von den entsprechenden Werten für die Grössen-Frequenzkurven der Meerschweinchen-Fibrocytenkerne; sie sind in der Innenzone eher etwas grösser, in der Aussenzone eher geringer als letztere.

Die Flächensymmetrie ist bei allen unseren Kerngrössen-Frequenzkurven ziemlich gut. Der Wölbungskoeffizient weist zuweilen etwas grössere Schwankungen auf.

Wegen der allzu grossen Streuung, die sich bei den Kerngrössen-Frequenzkurven der Mäuse-Fibroblasten ergab (vgl. auch Abb. 3), haben wir hier von der Berechnung der einzelnen Kurvencharaktere abgesehen, da sich unter diesen Umständen keine zum Vergleich mit den Charakteren der anderen Kurven geeignete Werte ergeben hätten. Die auffallend grosse Ausdehnung in der Breite — besonders in der Aussenzone — und der niedrige Gipfel (Abb. 4) dürften auch durch die Streuung bedingt sein.

C. Vergleichende Untersuchungen mit Kulturen verschiedener Zellarten (Fibroblasten, Myoblasten, Osteoblasten) des Hühnchens

Zunächst haben wir uns die Frage gestellt, ob wir die gleichen Resultate bekommen, wenn wir die Fibroblastenkulturen durch Explantation von subcutanem Bindegewebe oder — nach der klassischen Methode — von einem Herzfragment gewinnen.

Wir haben aus 12—14 Tage lang bebrüteten Hühnerembryonen explantiert. Im Herzexplantat sind oft schon in der ersten Passage nur Fibroblasten ausgewachsen; nach mehrmaligem Umpflanzen haben wir immer reine Fibroblastenkulturen erhalten. Auf die Herzmuskelzellen und ihre Kerngrössenverhältnisse werden wir später noch zurückkommen. Für die vergleichenden Untersuchungen mit Bindegewebszellen verschiedener Herkunft haben wir nur Passagen verwendet, deren Randschleier rein aus Fibroblasten bestand.

Wir haben für diese Fragestellung in Herz-Fibroblastenkulturen für die Innen- und die Aussenzone je 1500 und in Subcutis-Fibroblastenkulturen je 1000 Zellkerne, insgesamt also 5000 Kerne gemessen. Die aus diesem Untersuchungsgut ermittelten Kerngrössen-Frequenzkurven sind

in Abbildung 5 enthalten. Obschon hier nur die sogenannten „schönsten“ Kurven dargestellt sind, haben wir die Messresultate, um nichts zu übersehen, in alle Klassentypen eingeteilt. Die zu vergleichenden Kurven sind sich auf den ersten Blick sehr ähnlich. Berechnet man jedoch nach der χ^2-Methode die Abweichung jeder Kurve von der ihr entsprechenden Vergleichskurve, so ergibt sich der interessante Befund, dass die Unterschiede immer stark gesichert sind. Wir haben das χ^2 für die Innen- und die Aussenzonen beiden Klassentypen „98“, „106“ und „108“ berechnet, sodass es sich hier keineswegs um eine durch die Wahl eines bestimmten Klassentypes bedingte Zufälligkeit handeln kann.

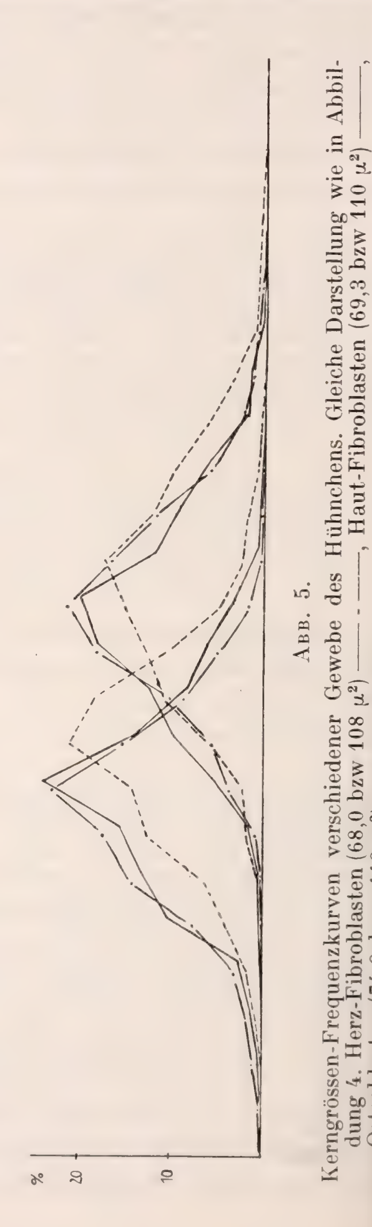


Abb. 5.

Kerngrössen-Frequenzkurven verschiedener Gewebe des Hühnchens. Gleiche Darstellung wie in Abbildung 4. Herz-Fibroblasten (68,0 bzw 108 μ^2) —— · ——, Haut-Fibroblasten (69,3 bzw 110 μ^2) ———, Osteoblasten (74,9 bzw 119 μ^2) — — — —.

Vergleichen wir noch einige Kurvenelemente der aus Herz- bzw. Subcutisexplantaten erhaltenen Hühner-Fibroblastenkulturen (vgl. Tabelle II), so ergibt sich, dass, obwohl die Kurven einander recht ähnlich sind, doch Unterschiede herausgelesen werden können. Die mittlere quadratische Abweichung ist bei den Subcutis-Fibroblasten grösser, die Symmetrie besser; der Wölbungskoeffizient weicht etwas stärker von dem der Normalverteilung ab als bei den Herz-Fibroblasten. Diese Abweichung ist für beide Zellstämme in der Aussenzone grösser als in der Innenzone.

Wermel und Ignatjewa (1932, II. Mitteilung) haben festgestellt, dass die Fibroblasten-

TABELLE 2.

Charaktere der Kerngrössen-Frequenzkurven verschiedener Gewebeexplantate aus Hühnerembryonen.

Die oberen Werte beziehen sich auf den in Klammern angegebenen Einteilungstypus der in Abb. 5 dargestellten Kurven; die unteren Werte sind (um Zufälligkeiten nach Möglichkeit zu vermeiden) die Mittelwerte aus 3 verschiedenen Klasseneinteilungen. I = Innenzone, A = Aussenzone.

	Mittlere quadratische Abweichung		Flächenwert-Symmetrie		Wölbungskoeffizient	
	I	A	I	A	I	A
Herzexplantat („108") . . .	2,06	2,12	0,35	–0,07	3,39	3,58
Mittelwert aus „98", „106", „108"	2,08	2,14	0,49	0,10	3,16	3,51
Hautexplantat („98") . . .	2,11	2,36	0.13	0,02	3,11	3,59
Mittelwert aus „98", „106", „108"	2,12	2,34	0,08	0,10	3,19	3,72
Os frontale—Explantat („106")	2,20	2,54	0,05	0,09	3,47	3,16
Mittelwert aus „102", „106" .	2,21	2,52	0,11	0,08	3,46	3,28

kerne im Herzen und in der Niere des menschlichen Embryos (im Alter von 2 Monaten) einen deutlichen Grössenunterschied aufweisen. In der Kultur in vitro jedoch konnten sie diesen Grössenunterschied bei vollständig gleichen Versuchsbedingungen nicht mehr feststellen, was die genannten Autoren so zu erklären versuchen, dass in vitro eine organspezifische Differenzierung hinwegfallen würde. Nach unseren Untersuchungen können sich Fibroblasten verschiedener Provenienz auch in vitro verschieden verhalten, wobei allerdings zur Erfassung kleiner Unterschiede feinere Untersuchungsmethoden notwendig sind, als sie von WERMEL und IGNATJEWA angewandt worden sind, die nicht einmal mit dem logarithmischen Klasseneinteilungsprinzip gearbeitet haben.

Von den Zellen des Huhnes haben wir ferner auch Osteoblasten in unsere Untersuchungen miteinbezogen.

Die Osteoblasten wurden durch Explantation von kleinen Stückchen des Os frontale ebenfalls 12—14 Tage lang bebrüteter Hühnerembryonen gewonnen. In der zweiten Passage wurde das Knochenfragment aus der

Kultur herausgeschnitten und nur die vom Periost ausgewachsenen Zellen weitergezüchtet. Für unsere Messungen haben wir 7 Kulturen der 3.—5. Passage verwendet und für Innen- und Aussenzone insgesamt je 1000 Kerne ausgewertet.

Die erhaltenen Kerngrössen-Frequenzkurven sind in Abbildung 5 eingezeichnet. Der auffälligste Unterschied gegenüber den Fibroblasten ist der, dass das Maximum der Regelklasse K_1 und K_2 in der Innen- bzw. in der Aussenzone je um eine Zwischenklasse nach rechts — d. h. in der Richtung der zunehmenden Grösse — verschoben ist. Die Basis der Kurven ist etwas breiter und die mittlere quadratische Abweichung etwas grösser, die Gipfelhöhe etwas geringer. Die Kerngrössen-Frequenzkurve aus der Aussenzone der Osteoblasten-Kulturen steht sowohl hinsichtlich der Symmetrie wie des Wölbungskoeffizienten einer Normalverteilung näher als die aus der Innenzone (vgl. auch Tabelle II). Ueberflüssig ist zu sagen, dass auch die mit der χ^2-Methode bestimmte Abweichung der aus den Osteoblasten-Kulturen ermittelten Kurven gegenüber den aus den Fibroblasten erhaltenen Kurven bei jeder Klasseneinteilung stark gesichert ist, selbst dann, wenn man die Ordinaten der den beiden Zellarten entsprechenden Frequenzmaxima zur Deckung bringt.

Nach A. Fischer 1946 haben die Osteoblasten eine weit grössere Wachstumsenergie als zum Beispiel Herz-Fibroblasten. Wermel und Ignatjewa haben festgestellt, „dass der Mittelwert in den langsam wachsenden Kulturen grösser war als in rasch proliferierenden"; in diesem Sinne könnte auch unsere Beobachtung interpretiert werden, dass die Kerngrössen-Frequenzkurven aus den Osteoblastenkulturen kleinere Maxima aufweisen als die aus den Fibroblastenkulturen, sowie die Tatsache, dass die aktivere Aussenzone der Fibroblasten- wie auch der Osteoblastenkulturen ein kleineres Frequenzmaximum und einen flacheren Kurvenverlauf zeigt.

Schliesslich haben wir auch einige Kernmessungen an Myoblasten durchgeführt (200 Kerne); doch sind diese Resultate, da uns nur ein relativ kleines Kernmaterial zur Verfügung stand, weniger zuverlässig. Mit Sicherheit lässt sich immerhin feststellen, dass die Myoblasten von allen von uns gezüchteten Zellen die kleinsten Zellkerne aufweisen.

Aus einigen Explantaten von Herzfragmenten sind in der gleichen Kultur sowohl Fibroblasten als auch Myoblasten ausgewachsen, und zwar in zwei Schichten, wobei die Myoblasten mehr oder weniger an der Oberfläche, die Fibroblasten mehr in der Tiefe gelegen sind. 200 in diesen Präparaten gemessene Myoblastenkerne zeigten eine ihrem Frequenzmaximum entsprechende Grösse der Projektionsfläche von 51,0 μ^2, während die in den gleichen Präparaten ausgewerteten Fibroblasten eine solche von 102,0 aufwiesen. Die Projektionsflächen verhalten sich also wie 1 : 2, die ihnen entsprechenden Kernvolumina wie $1 : 2\sqrt{2} = 1 : 2{,}8$ (für die Voraussetzungen der Ableitung dieser Proportion vgl. auch O. BUCHER und B. HORISBERGER). Wir vermuten, dass die von G. C. DOGLIOTTI (1927) in Herzkulturen gemessenen Zellkerne sowohl Myoblasten wie Fibroblasten angehören.

D. ZUSAMMENFASSUNG

1. An über 19.000 in vitro gezüchteten Zellen haben wir variationsstatistische Untersuchungen über die Kerngrössenverhältnisse durchgeführt.

2. Methodisch sind wir so vorgegangen, dass wir die Projektionsflächen der Kerne gezeichnet und mit dem Planimeter ausgewertet haben. Verhalten sich zwei Kernvolumina wie 1: 2, so verhalten sich wie wir schon in einer früheren Mitteilung (O. BUCHER und B. HORISBERGER) gezeigt haben, die von uns gemessenen Flächen wie 1: 1,5875.

3. Für die statistische Verarbeitung der ermittelten Messresultate ist es von besonderer Bedeutung, sie in geeigneter Weise in Klassen zusammenzufassen. Zweifellos muss dieser Einteilung das logarithmische Prinzip zugrunde gelegt, d. h. auf der X-Achse der Logarithmus der Kerngrösse aufgetragen werden. Schwierigkeiten begegnet indessen die Wahl der Klassenmitte der Regelklassen. Es wird gezeigt, dass das Aussehen und die Charaktere der Kerngrössen-Frequenzkurve durch den Klassentyp wesentlich mitbeeinflusst werden (vgl. auch Abb. 1). Dieser Faktor ist bei den folgenden Vergleichen kritisch zu berücksichtigen.

4. Es wurden die Kerngrössenverhältnisse des Menschen und verschiedener Tierarten miteinander verglichen. Alle erhaltenen Kerngrössen-Frequenzkurven sind eingipfelig. Die kleinsten Zellkerne finden sich in den Fibroblasten des Hühnchens, dann folgen mit zunehmender Kerngrösse die Bindegewebszellen des Kanin-

chens, der Maus, des Meerschweinchens und des Menschen (Abb. 2 und 4). Die Bindegewebszellen des Menschen sind volumenmässig etwa doppelt so gross wie die des Hühnchens. Die Kerngrössen verschiedener Tierarten behalten in vitro grundsätzlich die gleichen Proportionen bei wie in vivo, wie der Vergleich unserer Befunde mit den in der Literatur niedergelegten Ergebnissen zeigt.

5. Schliesslich wurden die Kerngrössenverhältnisse verschiedener in vitro gezüchteter Zellen des Hühnchens verglichen, nämlich von Fibroblasten aus Subcutis-Explantaten sowie aus Herz-Explantaten, Herz-Myoblasten und Osteoblasten (Abb. 5). Interessant ist, dass die Kerngrössen-Frequenzkurven der Herz-Fibroblasten und der Subcutis-Fibroblasten — nach der χ^2-Methode miteinander verglichen — signifikante Unterschiede zeigen, obschon ihre Frequenzmaxima in die gleiche Klasse fallen. Die Osteoblasten sind durchschnittlich um eine Zwischenklasse grösser als die Fibroblasten, die Myoblasten um mehrere Zwischenklassen kleiner.

6. Die verschiedenen Kerngrössen-Frequenzkurven unterscheiden sich nicht nur in ihrer Lage zur Abszisse, sondern auch in ihren Charakteren (vgl. Tabellen I und II).

Résumé

1° Nous avons pratiqué des examens statistiques sur les rapports des grandeurs nucléaires de plus de 19.000 cellules cultivées *in vitro.*

2° La méthode employée consistait à dessiner les plans de projection des noyaux et à les mesurer ensuite au planimètre. Si, comme nous l'avons indiqué dans un travail précédent (O. Bucher et B. Horisberger), les volumes de deux noyaux se comportent comme 1 à 2, leurs plans mesurés ont un rapport de 1 à 1,5875.

3° Il est important pour l'utilisation statistique de réunir les résultats de mesurage en classes appropriées. Sans aucun doute, le principe logarithmique doit être à la base d'un tel classement, c'est-à-dire le logarithme de la grandeur nucléaire doit figurer sur l'axe X. Le choix du milieu des classes ordinaires cependant présente quelques difficultés. Nous avons démontré que l'aspect et le caractère des courbes de fréquence des grandeurs nucléaires est sensiblement influencé par le type de la classe. Ce facteur doit être pris en considération critique pour les comparaisons suivantes.

4º Les relations des grandeurs nucléaires de l'Homme et de différentes espèces d'animaux ont été comparées. Toutes les courbes de fréquence des grandeurs nucléaires présentaient un maximum unique. Les noyaux les plus petits se trouvent dans les fibroblastes de la Poule, puis suivent avec accroissement de leurs noyaux les cellules conjonctives du Lapin, de la Souris, du Cobaye et de l'Homme (fig. 2 et 4). Les cellules conjonctives de l'Homme ont à peu près le double du volume de celles de la Poule. La comparaison de nos résultats avec ceux déjà publiés dans la littérature démontre que les grandeurs nucléaires des différentes espèces animales présentent en principe les mêmes proportions *in vitro* que *in vivo*.

5º Finalement les relations des grandeurs nucléaires de différentes cellules de la Poule ont été comparées, plus particulièrement les fibroblastes d'explantats sous-cutanés et cardiaques, de myoblastes cardiaques et d'ostéoblastes (fig. 5). Il est intéressant de noter que les courbes de fréquence des grandeurs nucléaires des fibroblastes cardiaques et sous-cutanés, comparés d'après la méthode χ^2, présentent des différences significatives, quoique leurs maxima de fréquence tombent dans la même classe. Les ostéoblastes sont généralement plus grands d'une classe intermédiaire que les fibroblastes, les myoblastes plus petits de plusieurs classes intermédiaires.

6 Les diverses courbes de fréquence des grandeurs nucléaires diffèrent non seulement dans leur situation sur l'abscisse, mais aussi dans leurs caractères (voir tableaux 1 et 2).

LITERATURVERZEICHNIS

1934. Birkenmaier, O. *Vergleichend-anatomische Untersuchungen über die Zellkerngrösse im Wirbeltierstamm.* Z. Anat. *102*, p. 794-818.

1949. Bucher, O. *Kernmessungen an Gewebekulturen.* Verhand. d. Anat. a. Schweiz. Hochschulen; Ref. in Schweiz. Med. Wschr. 1950 (im Druck).

1950. —— *Zur Methodik karyometrischer Untersuchungen an Gewebekulturen.* Mikroskopie *5*, p. 124-131.

1950. —— und Gattiker, R. *Karyometrische Untersuchungen an Gewebekulturen. II. Die Kerngrössenverhältnisse in der unbehandelten Fibrocytenkultur.* Acta anat. (im Druck).

1950. Bucher, O. und Horisberger, B. *Karyometrische Untersuchungen an Gewebekulturen. I. Zur Methodik der Kerngrössenmessung in Deckglaskulturen.* Acta anat *9*, p. 258-278.

1927. Dogliottl, G. C. *L'indice nucleo plasmatico nelle cellule coltivate ,, in vitro,,.* Arch. exper. Zellforschung *3*, p. 242—249.

1933. Freersken, E. *Ein neuer Beitrag für das rhythmische Wachstum der Kerne durch vergleichende volumetrische Untersuchungen an den Zellkernen vom Meerschweinchen und Kaninchen.* Z. Zellforschung *18*, p. 362—399.

1945. Hintzsche, E. *Statistische Probleme aus der Kerngrössenforschung.* Experientia *1*, p. 103—110.

1946*a*. —— *Über Normalkurven der Kerngrössenverteilung.* Mitt. d. Naturforsch. Ges. Bern, Neue Folge, *4*, p. 19—27.

1946*b*. —— *Biologische Statistik durch materialgerechte Klasseneinteilung.* Schweiz. Zeitschrift f. Volkswirtschaft u. Statistik *82*, p. 433—443.

1925. Jacobj, W. *Über das rhythmische Wachstum der Zellen durch Verdoppelung ihres Volumens.* Arch. f. Entwicklungsmechanik *106*, p. 124—192.

1931. —— *Volumetrische Untersuchungen an den Zellkernen des Menschen und das allgemeine Problem der Zellkerngrösse.* Anat. Anz. *72*, Erg. H., p. 236—247.

1942. —— *Die verschiedenen Arten des gesetzmässigen Zellwachstums und ihre Beziehung zu Zellfunktion, Umwelt, Krankheit, maligner Geschwulstbildung und innerem Bauplan.* Arch. f. Entwicklungsmechanik *141*, p. 584—692.

1933. Keller, C. *Vergleichende Zellen- und Kernmessungen bei grossen und kleinen Hühnerrassen zur Prüfung der genetisch bedingten Wuchsunterschiede. (Zugleich ein Beitrag zur Frage des rhythmischen Wachstums der Kerne.)* Z. Zellforschung *19*, p. 510—536.

1945. Linder, A. *Statistische Methoden für Naturwissenschafter, Mediziner und Ingenieure.* Basel (Verlag Birkhäuser).

1936. Sauser, G. *Die Grösse des Zellkerns in verschiedenen Tierklassen unter Berücksichtigung des Geschlechtes, der Domestikation und Kastration.* Z. Zellforschung *23*, p. 677—700.

1945. Schwarz, A. *Über den Umgang mit Zahlen.* München und Berlin (Verlag Oldenbourg).

1932*a*. Wermel, E. M. und Ignatjewa, Z. P. *Studien über Zellengrösse und Zellenwachstum. I. Über die Grössenvariabilität der Zellkerne verschiedener Gewebearten.* Z. Zellforschung *16*, p. 674—688.

1932*b*. —— *Studien über Zellengrösse und Zellenwachstum. II. Über die Veränderungen der Zellgrössen bei Gewebeexplantation.* Z. Zellforschung *16*, p. 689—706.

1935. Wermel, E. M. und Portugalow, W. W. *Studien über Zellengrösse und Zellenwachstum. XII. Über den Nachweis des rhythmischen Zellenwachstums.* Z. Zellforschung *22*, p. 185—194.

Tome 57, nº 37. — Décembre 1950.

Muséum d'Histoire naturelle de Genève

Le Corégone actuel du Léman

par

E. DOTTRENS

Avec 6 figures et 3 tableaux dans le texte.

Introduction.

Ce travail a été grandement facilité grâce à divers appuis et je remercie de leur obligeance MM. Knuss, inspecteur de la pêche à Genève, et Bardel, inspecteur des Eaux et Forêts à Thonon. M. Dussart a mis très aimablement à ma disposition les locaux et les documents de la station hydrobiologique de Thonon, qu'il dirige; il a mesuré pour moi une série de Corégones durant la fraie de 1949 et nous avons examiné ensemble à la station de Thonon les branchiospines des individus de cette série. Je le remercie vivement de son aide bénévole et de son aimable hospitalité. Je m'en voudrais de ne pas assurer de ma gratitude les pêcheurs professionnels qui m'ont autorisé à travailler chez eux, malgré le dérangement que je leur causais, ce sont surtout M. Garde, à Mies, MM. Portier et Lugrin à Thonon et MM. Kocher, à Bellevue.

Les Corégones autochtones.

Le Léman, naguère, hébergeait deux Corégones: la Féra et la Gravenche, à l'exclusion de tout autre, semble-t-il. Ces deux formes étaient assez différentes l'une de l'autre pour que Fatio ait conservé

à la Gravenche le statut d'espèce que JURINE lui avait donné: *Coregonus hiemalis* Jur., tandis qu'il faisait de la Féra une sous-espèce *fera* d'une espèce commune à plusieurs lacs: *Coregonus schinzi* Fat.

L'authentique Féra du Léman, *Coregonus fera* de JURINE atteignait, d'après cet auteur, 18 pouces (env. 49 cm.) et 4 livres, peut-être 6. Le musée de Genève en possède un exemplaire de 65 cm. de long qui pesait 4 kg. 400 ! Prise en profondeur, la Féra était fort pâle (Féra blanche), capturée en surface pendant qu'elle moucheronnait, elle était plus colorée (Féra verte) elle était même foncée quand elle hantait les herbiers de la beine (Féra noire ou Féra d'herbe). JURINE donne les mesures d'un jeune individu de 11 pouces (28,7 cm.). La pectorale représentait 18,8% de la longueur du corps et 100% de la dorsale. Quant aux écailles de la ligne latérale JURINE indique comme variabilité de 74 à 80, LUNEL 74 à 79, FATIO 74 à 82. Fatio donne quelques mesures, entre autres: 21 à 28 branchiospines sur le premier arc branchial; 18,2 à 23,8% rapport du diamètre de l'œil à la longueur de la tête; 36 à 41,5 cm., jusqu'à 55 cm. pour la longueur du corps qu'il mesurait sans la caudale, ce qui représente jusqu'à environ 64 cm. avec ma façon de mesurer.

C'est là, à peu près, toutes les données chiffrées utilisables qu'on peut trouver chez les auteurs qui ont à coup sûr manié la vraie Féra. Elles sont bien fragmentaires, elles sont pourtant d'une importance fondamentale pour qui veut se faire une idée objective de ce Corégone aujourd'hui si rare. Elles sont fort heureusement vérifiées par les mensurations qu'on peut prendre sur les quelques exemplaires qui sont conservés dans les musées. Je considère comme seuls valables et authentiques les spécimens antérieurs aux manipulations humaines et en tout cas à 1920. Le musée de Genève n'en possède que six, alors qu'au siècle dernier on en prenait des tonnes qui se vendaient parfois à vil prix. Mais les anciens conservateurs qui cherchaient à collectionner les types n'auraient pas eu l'idée de constituer des séries un peu importantes. Ces six exemplaires sont précieux, ils permettent de confirmer les données fournies par les anciens auteurs et d'en évaluer d'autres qui donnent une certitude quasi absolue de distinguer la Féra des Corégones qui ont été introduits dans le lac Léman. Quant à la Gravenche, elle a été distinguée pour la première fois par JURINE

(1825). D'après cet auteur, comparée à la Féra, elle faisait l'impression de baisser la tête par l'effet de la courbure de son dos. Sa tête était relativement grande, sa couleur plus pâle, d'où le nom de Féra blanche qu'on lui donnait aussi dans le commerce, comme à la Féra prise en profondeur. Les nageoires pectorales renversées atteignaient le bout du museau, la dorsale pouvait se redresser presque verticalement. Ecologiquement, elle était facile à distinguer, ne quittant guère les grands fonds, elle ne se laissait capturer qu'au moment de la fraie, au début de décembre, quand elle apparaissait sur les graviers de la rive. La Féra au contraire frayait en profondeur tardivement, en février.

La Gravenche, dit Jurine, ne dépassait pas un pied (environ 30 cm.). Il donne 72 à 78 écailles pour la ligne latérale, Lunel indique 70 à 81, Fatio 70 à 83. L'analogie avec la Féra est évidente.

Des mesures d'un unique individu (de 28,7 cm), il résulte que la pectorale représentait 21,1% de la longueur du corps et 103% de la dorsale. Voici d'autres caractéristiques de la Gravenche d'après Fatio: 25 à 33 branchiospines sur le premier arc branchial; 22,8 à 27,4% rapport du diamètre de l'œil à la longueur de la tête; Fatio donne encore les rapports de la longueur de la tête et de la hauteur du corps à la longueur sans la caudale, rapports que je n'ai pas calculés.

J'ai disposé de six Gravenches authentiques au musée de Genève, trois d'entre elles proviennent de Lunel, les trois autres sont des exemplaires déjà vénérables. L'état de conservation de ces poissons est parfois déplorable, mais c'est tout ce qui me reste pour une comparaison objective avec les Corégones actuels du Léman.

Je donne en tableau les moyennes et les erreurs moyennes, arrondies au dixième des mesures et des rapports concernant les 6 Féras et les 6 Gravenches du Musée de Genève:

TABLEAU 1.

Moyennes des différentes mesures pour 6 Féras et 6 Gravenches authentiques du Léman.

Les longueurs des individus de 5 et 6 ans représentent dans chaque cas la moyenne de deux exemplaires.

		Féra	*Gravenche*
Br	(branchiospines du premier arc)	24,3 ± 0,7	29,2 ± 0,9
Ec	(écailles de la ligne latérale)	76,3 ± 1,8	80,2 ± 1,2
N'	(indice N' = D/F+Ec—6/C)	78,3 ± 6,1	87,5 ± 4,4
N''	(indice N'' = C/D+10 fois 6/1)	302,5 ± 7,4	368 ± 7
D/F	(base de la dorsale sur base de l'anale) . .	98,3 ± 3,9	100,3 ± 3,5
C/D	(longueur sur base de la dorsale)	152,5 ± 3,4	179,2 ± 4,4
3/1	(long. de la tête sur long. totale)	16,3 ± 0,1	17,5 ± 0,1
6/C	(long. pectorale sur long. dorsale)	98,3 ± 2,8	95,8 ± 0,9
6/1	(long. pectorale sur long. totale)	14,8 ± 0,6	18,7 ± 0,4
M/3	(hauteur sur longueur de la tête)	77,8 ± 0,4	76,7 ± 0,7
L/7	(hauteur sur longueur du pédicule caudal)	109,5 ± 2,3	94,5 ± 1,2
4/3	(diamètre de l'œil sur longueur de la tête) .	17 ± 1	20,8 ± 0,9
Longueur des individus de 5 ans		44 cm	28 cm
Longueur des individus de 6 ans		—	33,7 cm

Ces mesures cadrent bien avec celles de FATIO, sauf le rapport 4/3, diamètre de l'œil sur longueur de la tête qui révèle une différence manifeste dans la façon de procéder. FATIO, pour la longueur de la Gravenche, indique 29 à 34,5 cm., soit approximativement avec ma manière de mesurer, 33 à 39,5 cm. On constate en effet que la Gravenche était une forme de croissance médiocre, comparable à celle de la Bondelle, mais elle dépassait assurément la limite que lui assignait JURINE. Ses nageoires étaient relativement très développées... à moins, ce qui est loin d'être exclu, que l'on ait conservé de préférence des exemplaires qui présentaient bien nettement ce caractère regardé comme typique. Cette supposition est renforcée par l'examen des coefficients de variabilité. Ainsi, chez la Gravenche le coefficient pour le rapport $\frac{6}{C}$ vaut 1,7 seulement contre 5,12 chez la Palée et 7 chez la Féra. Il semble bien qu'on ait trié parmi les Gravenches des individus dont la pectorale était particulièrement grande comparée à la dorsale.

Chez la Féra, c'est le rapport $\frac{M}{3}$ (hauteur sur longueur de la tête) qui présente une variabilité trop faible: coefficient 1,1 contre 2,1 chez la Gravenche et 4,08 chez la Palée, comme si on avait choisi les Féras — et à un moindre degré les Gravenches — dont la tête était particulièrement courte pour sa hauteur.

La comparaison de ce tableau avec ceux qui sont fournis plus loin montre bien que ces deux formes du Léman différaient assez des espèces provenant d'ailleurs pour qu'on puisse les reconnaître, au moins biométriquement sans trop de chances d'erreurs.

La faible valeur du rapport 4/3 chez la Féra s'explique peut-être par le fait que l'on a conservé de préférence des individus géants. Il n'est donc pas exclu que plusieurs des valeurs sont influencées par le choix qu'on a fait dans la conservation des spécimens. J'admets que c'est le cas pour celles qui dépendent de l'âge, en particulier et surtout pour M/3, 6/C et 6/1. La grande Féra de 65 cm. avait 12 ans.

Sur la systématique des Corégones subalpins occidentaux.

Fatio, en prenant en considération les branchiospines, apporta pour la première fois une certaine clarté dans la systématique des Corégones, jusque-là fort confuse. Il reconnaissait deux types:

le type *dispersus:* branchiospines longues et serrées;
le type *balleus:* » plus courtes et moins nombreuses.

Ainsi, pour les Corégones dont nous devons tenir compte au Léman, soit comme autochtones, soit parce qu'ils y ont été introduits en masse, le Lavaret, le Blaufelchen de Constance et l'Albeli de Zoug appartiennent au premier type, la Féra, la Palée et peut-être la Gravenche sont des *balleus.*

Pour les lacs subalpins occidentaux (Suisse romande et Savoie), la classification de Fatio est relativement simple et claire:

Lac de Neuchâtel:

Coregonus schinzi palea, la Palée, type *balleus*, frayant en beine, taille moyenne ou grande.

Coregonus exiguus bondella, la Bondelle, type *dispersus*, frayant en profondeur, petite taille.

Lac Léman:

Coregonus schinzi fera, la Féra, type *balleus*, frayant en profondeur, moyenne ou grande.

Coregonus hiemalis, la Gravenche, type *balleus* moins net, frayant en beine, petite taille.

Lac du Bourget:

Coregonus wartmanni lavaretus, le Lavaret, type *dispersus*, frayant en beine, taille moyenne.

Coregonus bezola, la Bezoule, type *balleus*, peu net, frayant en profondeur, taille un peu plus grande que le précédent.

Je ne tiens pas compte du lac de Morat où les Corégones ont totalement disparu, je laisse de côté le lac de Bienne, pour lequel nous avons avec Quartier une étude en cours. Le lac d'Annecy ne contient que des Corégones acclimatés. Le lac d'Aiguebelette héberge un Lavaret. La Gravenche et la Bezoule de Fatio ayant un nombre de branchiospines intermédiaire entre le type *balleus* et le type *dispersus*, cet auteur est allé imaginer qu'elles étaient des « formes mixtes ». Cette hybridation hypothétique serait révélée en outre par une variabilité accrue des caractères, ce qui n'est d'ailleurs pas évident, comme je l'ai indiqué ailleurs. La supposition de Fatio me paraît superflue et l'argumentation peu convaincante. Elle oblige à inventer un parent *dispersus* que la Gravenche aurait supplanté. Il est plus simple d'admettre que les types *balleus* et *dispersus* sont des extrêmes et qu'il fallait s'attendre à rencontrer, dans certaines conditions, peut-être écologiques, aussi des intermédiaires. La Gravenche, comme la Bezoule, n'était sans doute pas plus hybride que n'importe quel Corégone subalpin autochtone et naturel.

Depuis Fatio, des opinions opposées ont été émises sur la systématique des Corégones. Je discute plus loin celle de Kreitmann.

Wagler a peut-être approché la réalité de plus près qu'aucun autre auteur en reconnaissant quatre formes subalpines. Nous avons établi avec Quartier qu'au lac de Neuchâtel la Palée et la Bondelle sont aisément reconnaissables biométriquement et que ce sont probablement de bonnes espèces puisqu'elles ne semblent pas s'hybrider. Or la première paraît bien correspondre au Sandfelchen de Wagler, la seconde, au Gangfisch. Depuis, j'ai pu préciser les caractères biométriques du Lavaret du Bourget et constater qu'il répondait de façon satisfaisante à la troisième espèce de Wagler, le Blaufelchen. Dans ses travaux récents, Steinmann considère — comme Kreitmann — que tous les Corégones subalpins appartiennent à une seule et même espèce *Coregonus lavaretus L.* qui se serait subdivisée en un certain nombre de « *nationes* ».

Chaque *natio* correspondant à un des groupes de lacs qui se sont formés après le retrait glaciaire. Les analogies observées entre les formes des diverses *nationes* ne seraient que des convergences. La souche de tous ces écotypes, la forme ancestrale, se retrouverait dans divers lacs, chaque bassin ayant encore son *Coregonus lavaretus primigenius*. Mais les caractères descriptifs que Steinmann donne du *Coregonus lavaretus primigenius* du lac de Constance ne semblent pas justifier cette ingénieuse hypothèse. La variabilité que révèle les tabelles laisse le lecteur fort perplexe, elle ne donne pas l'impression d'une population sans mélange. En particulier, la figure 3, page 9, qui concerne la variation du nombre de branchiospines est rien moins que convaincante. Le polygone de variation, très asymétrique présente un mode principal à 36 pour tomber assez brusquement à 0 pour 40 branchiospines. L'auteur n'explique pas comment il se fait que le mode soit à 36, tandis que la moyenne arithmétique, que j'ai calculée d'après la tabelle, égale $32{,}66 \pm 0{,}37$. D'ailleurs Steinmann n'a pas encore apporté la preuve que son Corégone originel, le Weissfelchen au lac de Constance, se retrouve réellement avec ses caractères morphologiques inchangés, dans les autres bassins lacustres. Steinmann n'a encore publié que des travaux préliminaires et n'a pas encore pu justifier *in extenso* son système, mais il m'est d'emblée difficile d'admettre sa manière de voir puisqu'il me paraît probable que dans le lac de Neuchâtel la Palée et la Bondelle sont de bonnes espèces [1].

Quoi qu'il en soit, que les Corégones dont j'ai à m'occuper ici soient des espèces ou — certains d'entre eux au moins — de simples écotypes, mon propos était de les reconnaître morphologiquement et de préciser lesquels existaient actuellement dans le Léman. Le problème était ardu, à la suite des tentatives multiples d'acclimatations dans ce lac.

Les essais d'acclimatation de Corégones dans le Léman.

Dès le début du siècle, la Féra et la Gravenche ont été menacées de disparition et Forel, s'alarmait déjà « la Féra disparaît, la Gravenche devient introuvable », écrit-il. Il aurait fallu réagir

[1] Au moment de signer le bon à tirer, je prends connaissance de la première partie de la monographie de Steinmann (1950), la question systématique n'y est pas encore développée.

vigoureusement contre les abus des pêches et peut-être reconnaître les autres causes qui décimaient ces Corégones, mais la lutte a été perdue dans les maquis administratifs et politiques. En fin de compte on trouva plus expédient de tenter des acclimatations. En 1896, Fatio s'inquiète déjà des apports de Corégones étrangers et prévoit qu'à la suite de mélanges irréfléchis et de croisements prévisibles la détermination deviendra impossible. Je ne veux pas refaire l'historique de ces interventions de l'homme dans le peuplement du Léman, je me contente de résumer dans leurs grandes lignes les études de Kreitmann (1931), S. Combe (1944) et Porchet (1947). Je passe sur les introductions d'alevins en quantités médiocres pour ne considérer que les apports massifs.

De 1922 à 1925, les Français amènent un demi-million à deux millions et demi, par an, d'alevins de Lavaret, en tout, 7 millions.

De 1923 à 1931, les Vaudois déversent en moyenne 3 millions d'alevins de Palées du lac de Neuchâtel, en tout 25 à 30 millions. Ces alevins proviennent d'œufs incubés dans les piscicultures du bord du Léman, les premiers sont ceux de la fraie de 1922, échelonnés du 25 novembre 1922 au 16 février 1923.

En 1925, les Français introduisent environ un quart de million d'alevins de Grande Marène du lac Peipous, en Estonie.

La même année, les Suisses y ajoutent plus d'un million d'Albeli de Zoug et, en 1927, plus d'un million de Blaufelchen de Constance. Depuis plus d'un quart de siècle, une pisciculture de plus en plus active produit sur place des millions d'alevins par fécondation artificielle, sans se préoccuper de la nature des poissons pêchés pendant la fraie, sur la beine et au bord du mont, surtout durant le mois de décembre.

A la suite de toutes ces interventions, je pouvais m'attendre à rencontrer au moins 7 formes différentes de Corégones, sans compter les hybrides éventuels, ni d'autres espèces introduites en quantités moindres, comme un Whitfish originaire de l'Amérique du Nord. Pour ajouter encore à la difficulté, je pouvais craindre que les formes importées soient devenues méconnaissables, s'il était vrai que les caractères des Corégones fussent si labiles qu'on l'affirme parfois. A vrai dire, le problème paraissait insoluble.

L'interprétation de Kreitmann.

En effet, Kreitmann, inspecteur des Eaux et Forêts, auteur des immersions d'alevins de Lavaret dans le Léman a pensé apporter la preuve qu'en s'acclimatant dans son nouveau milieu, le Lavaret avait changé de caractères, en particulier il aurait passé du type *dispersus* au type *balleus*. Kreitmann a présenté ses conclusions au Congrès international de Limnologie de Rome en 1929. Ces conclusions semblent avoir eu un certain retentissement, elles sont admises, m'a-t-il paru, dans les milieux français d'experts en pisciculture. Un caractère fondamental de la systématique des Corégones, le nombre des branchiospines, n'étant plus qu'une sommation, les autres étant indécis et fluctuants, toutes les espèces reconnues ne sont plus qu'une seule espèce très polymorphe. Ces vues de Kreitmann sont en partie à la base de l'opinion généralisée que les Corégones sont des poissons très malléables qui changent de caractères en passant d'un lac à l'autre, par suite de l'intervention humaine.

Il faut dire que Thienemann, en 1912, a publié les résultats d'une enquête menée par lui sur les Corégones du Laachersee, dans l'Eifel, d'où il résulte que des Sandfelchen du lac de Constance (type *balleus*) immergés quarante ans plus tôt dans le Laachersee seraient la souche d'un type *dispersus* indiscutable. Actuellement, il paraîtra qu'il y a quelque erreur fondamentale dans cette enquête [1], mais les conclusions de Thienemann ont été interprétées comme une preuve d'hérédité de caractères acquis au sens de Lamarck. C'est à cet exemple que Kreitmann se réfère pour justifier, par un précédent, ses propres résultats. Il cite aussi Surbeck qui aurait assisté à des modifications analogues en transportant des Corégones du lac de Sempach dans celui des Quatre-Cantons et vice versa. Mais le travail de Surbeck portait sur un nombre dérisoire d'individus; il n'a aucune valeur démonstrative. Kreitmann s'appuie encore sur le cas du Lavaret lui-même dont le nombre des branchiospines aurait augmenté depuis qu'il a été introduit dans le lac d'Aiguebelette. Mais Kreitmann signale lui-même que Bellon, en 1553, parle déjà d'un Lavaret dans ce

[1] Voir à ce sujet Bauer (1927), Wagler (1927), Surbeck (1927) et Thienemann (1928).

lac, bien avant les interventions récentes, donc; de toute façon, le Lavaret d'Aiguebelette mérite une étude biométrique.

Le Corégone examiné par Kreitmann n'est pas, comme il l'a cru, un Lavaret dont le nombre des branchiospines serait tombé à 24-28, au lieu de 32-38 qu'il porte, d'après cet auteur, dans son milieu originel. J'en veux pour preuve les témoins mêmes que Kreitmann a laissés à la station hydrobiologique de Thonon où j'ai pu les examiner et les mesurer grâce à l'obligeance de M. Dussart, directeur actuel de cette station. Ces deux exemplaires de Lavarets capturés au Léman sont bien d'authentiques Lavarets, *ils ne sont pas modifiés.* J'ai disséqué leur premier arc branchial — Kreitmann ne l'avait pas fait —. Ils portent respectivement 32 et 38 branchiospines. Les échantillons-témoins n'ont donc pas subi l'extraordinaire réduction des branchiospines sur laquelle Kreitmann base toute son interprétation. J'ai déjà fait remarquer dans mon étude sur le Lavaret que les autres caractères sur lesquels cet auteur fonde ses déterminations comportent une part exagérée de subjectivité. On pourrait retrouver ces caractères, parfois intrégralement, chez les jeunes palées par exemple qui, elles, ont normalement les nombres de branchiospines observés par Kreitmann. Or, en 1925, quand brusquement le rendement en Corégones du Léman français s'élève à près de 250 tonnes, contre moins de 50 tonnes jusqu'en 1924, les Lavarets importés sont dans leur quatrième année (environ 2 millions d'alevins du début de 1922) et les Palées dans leur troisième année (environ trois millions d'alevins de la fraie de fin 1922). Les Palées dans leur troisième année atteignent à coup sûr une trentaine de centimètres. C'est la taille approximative de la moitié environ des Lavarets pêchés normalement au lac du Bourget. D'ailleurs les deux témoins de Thonon ont respectivement 32 et 33,5 cm., le plus petit semble avoir trois ans, l'autre 4 ans. Rien ne s'oppose donc à l'idée que la Palée pouvait être largement représentée dans les contingents pêchés au Léman dès 1925. Je concéderais volontiers que la première hausse de rendement observée en 1924 ait pu être due au Lavaret. On en aura probablement fait une hécatombe, trop heureux de revoir des Corégones en relative abondance après bien des années de sévère disette. Il me semble que Kreitmann n'a pas envisagé l'explication la plus simple en imaginant une étonnante modification adaptative du Lavaret, se contentant d'ajouter que la

Palée est « assez différente », sans même dire en quoi. Quand il conclut : « Quoique les réempoissonnements effectués en eaux suisses n'aient pas procuré des améliorations de rendements aussi sensibles que ceux des eaux françaises... », il exprime une conviction personnelle qui n'est pas étayée par les faits. Nous allons voir que les Lavarets ne se sont pas maintenus au Léman, ou en tout cas, qu'ils n'entrent pas en ligne de compte au point de vue exploitation à l'heure actuelle.

Etude biométrique des Corégones actuels du Léman

Les caractères d'aspect extérieur des Corégones sont si peu explicites que les opinions les plus diverses règnent chez les pêcheurs et chez les spécialistes en pisciculture quant à la nature des « Féras » pêchées actuellement dans le Léman. Cette incertitude contraste fort avec l'assurance des pêcheurs du lac de Neuchâtel qui n'hésitent jamais à reconnaître la Palée ou la Bondelle adultes.

Au Léman, quand le Corégone est petit, de moins de 35 cm. et que ses écailles tombent facilement (caractères de jeunes individus), on le qualifie de Lavaret (conclusion de Kreitmann adoptée par les experts français). Les Corégones de taille moyenne sont selon les uns des Gravenches, selon les autres des hybrides de Palée et de Gravenche (opinion la plus répandue chez les experts suisses). Les plus gros spécimens, de 50 cm. et plus sont parfois qualifiés de vraies Féras, le plus souvent de Marènes. Une étude biométrique seule permettait, si cela était encore possible de voir clair dans cet imbroglio.

Cette étude est basée sur les mensurations de quelque 500 Corégones du Léman. Les individus désignés sous le nom de Genève ont été mesurés pendant les pêches de reproduction sur les rives genevoises du lac et jusqu'à Crans, en décembre 1946. Ceux des séries dites de Thonon ont été examinés chez les pêcheurs de Rives en juin et en août 1947. Les deux séries Thonon, d'une centaine d'individus chacune ont été constituées par comparaison avec celle de Genève parce qu'on admet, paraît-il, sur la côte de Savoie qu'en juin, c'est du Lavaret qu'on prend, tandis qu'en août ce serait de la Gravenche. Je n'ai trouvé aucune différence dans les caractères biométriques qui vienne à l'appui de cette distinction. La série « Dussart » comprend 110 individus mesurés pendant

la fraie de 1949, sur la côte française, selon mes indications, par M. Dussart. Les Palées qui me servent de point de comparaison sont celles de l'étude que nous avons faites avec A. Quartier dans le lac de Neuchâtel. Les Lavarets sont ceux qui ont fait l'objet d'une note à la Société de physique et d'histoire naturelle de Genève.

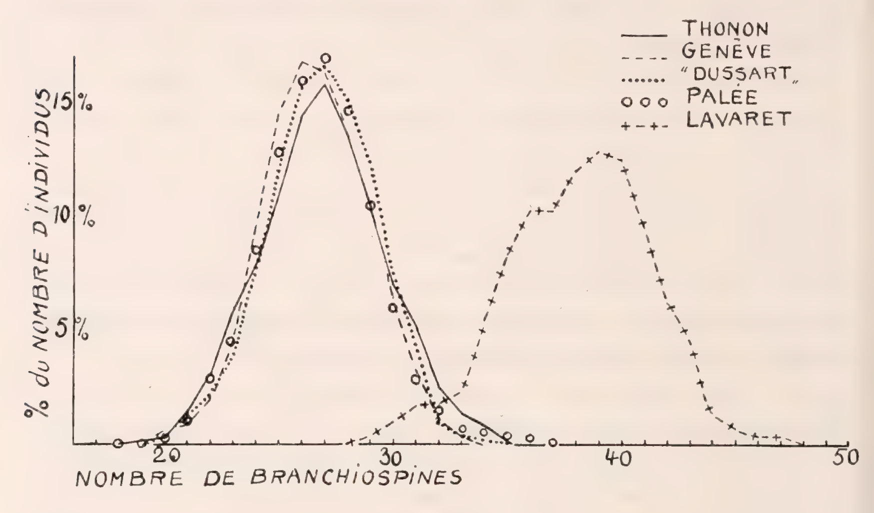


Fig. 1.

Courbes de variabilité du nombre des branchiospines du 1er arc branchial. Trois séries de Corégones actuels du lac Léman comparées à la Palée du lac de Neuchâtel et au Lavaret du lac du Bourget.

Disons d'emblée qu'il y a identité des caractères essentiels entre les Corégones pêchés pendant la fraie dans le Petit Lac et ceux que l'on capture dans le Léman français.

La figure 1 montre les courbes de fréquences du nombre des branchiospines du premier arc branchial, pour les différentes séries. Cette courbe à elle seule démontre l'unité de la population actuelle du Léman. Elle est une démonstration évidente que l'interprétation de Kreitmann est erronée. Il saute aux yeux qu'à Thonon comme à Genève, c'est de la Palée, et de la Palée sans mélange que j'ai mesurée.

La figure 2 confirme cette impression, la superposition des courbes est telle qu'elle ne permet pas d'autre interprétation, à moins de nier toute valeur aux données numériques. Je publie encore la figure 3, pour montrer que même dans le cas d'un écart

très faible entre les moyennes l'identité du Corégone du Léman avec la Palée est évidente.

D'après la courbe des branchiospines, le Lavaret est exclu comme Corégone pêché en abondance dans le Léman. Les Albeli de Zoug et les Blaufelchen de Constance appartenant aussi au type *dispersus*, sont éliminés pour la même raison. J'estime inutile de continuer à les prendre en considération et c'est déjà une belle simplification

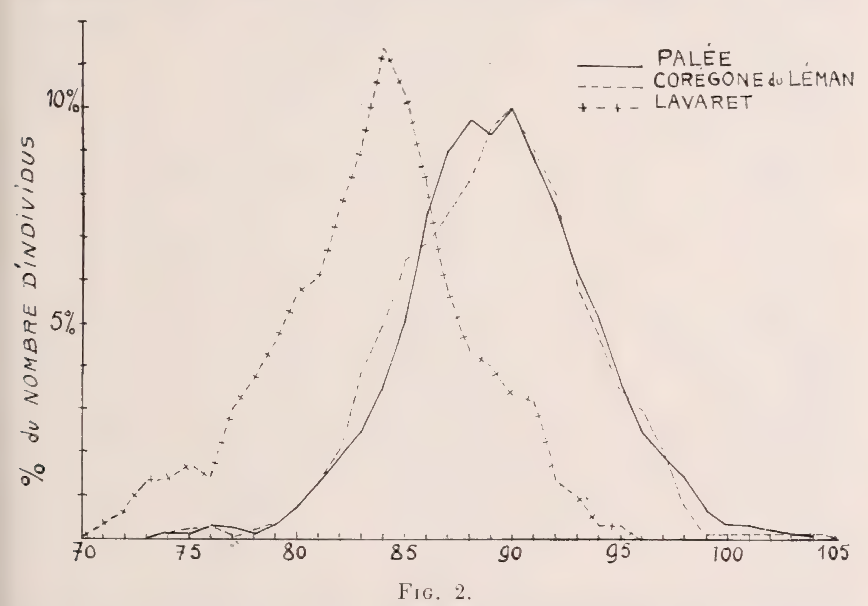


FIG. 2.

Courbes de variabilité du nombre des écailles. Comparaison du Corégone actuel du Léman avec la Palée et le Lavaret.

du problème. Par contre, la Féra vraie et la Gravenche, peut-être aussi la Grande Marène restent en cause, dont les variations pour ce caractère, quoique apparemment décalées par rapport aux modes de mes courbes, restent encore dans les écarts possibles.

La figure 2 concerne les écailles de la ligne latérale. Il n'est pas douteux que les Corégones actuels du Léman sont identiques à la Palée quant à ce caractère. Tout au plus pourrait-on supposer qu'un ou deux exemplaires parmi ceux qui ont moins de 80 écailles appartiennent à une autre forme. Il importe beaucoup de constater que pour ce caractère, FATIO donne une image satisfaisante de la Palée (83 à 100 écailles) contre 77 à 102 dans mes séries). Par

contre, les nombres qu'il donne pour le Lavaret offrent des écarts nettement insuffisants, 83 à 88 contre 72 à 94 au moins en réalité. A coup sûr insuffisance de matériel mesuré par FATIO pour le

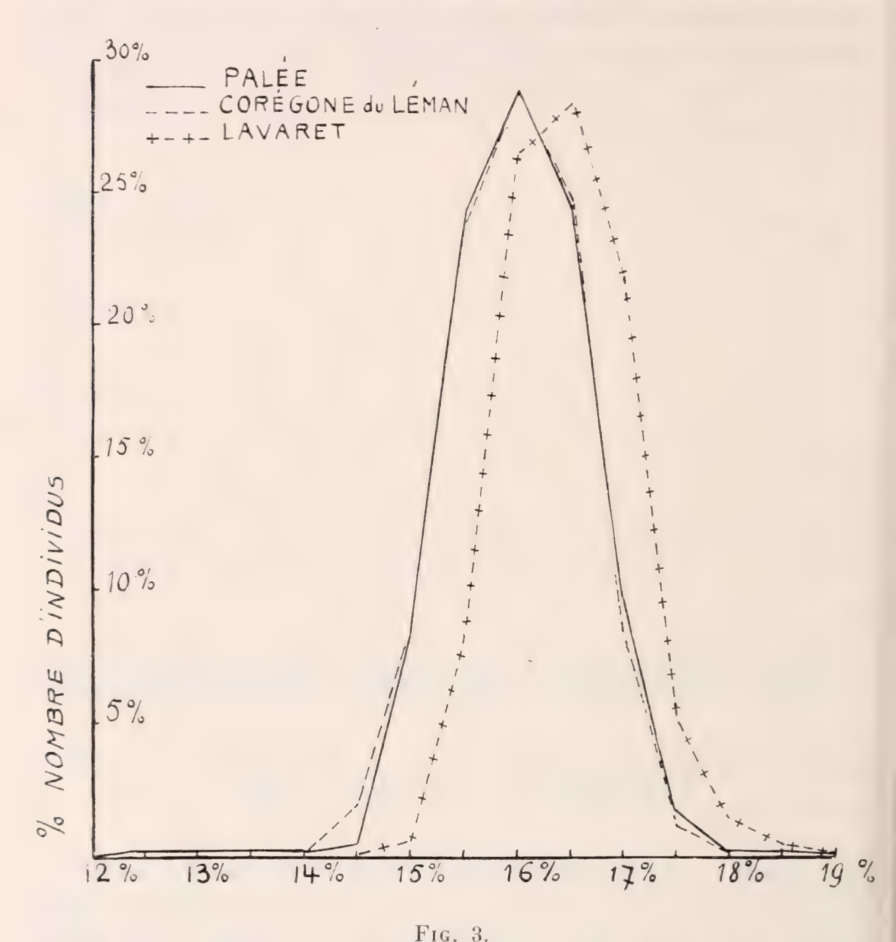


FIG. 3.

Courbes de variabilité du rapport de la longueur de la tête à la longueur du corps (3/1). Comparaison du Corégone actuel du Léman avec la Palée et le Lavaret.

Lavaret. Mais comme FATIO était Genevois, il est permis d'admettre que les nombres qu'il fournit pour la Gravenche et la Féra sont plus conformes à la réalité. Incidemment, je fais remarquer que la variabilité qu'il indique pour ce caractère chez la Gravenche est moindre que chez la Palée, alors qu'il suppose ladite Gravenche

être un hybride parce qu'elle présenterait des fluctuations plus amples que les formes pures !

Dans la mesure où on peut tabler sur les données de FATIO et sur les caractères des rares spécimens conservés à Genève, les courbes des écailles tendent à faire exclure la possibilité que les Corégones actuels soient des Féras ou des Gravenches, réserve faite seulement pour les rares individus qui causent un petit épaulement aux environs de 75 écailles. Il se trouve justement qu'un de ces individus, à 76 écailles latérales, grosse femelle de 56 cm., m'a été désigné par le pêcheur comme une des Marènes qu'il prenait parfois. Or, d'après FATIO la Marène devrait avoir 95 à 98 écailles. Comme l'idée de la survivance de la Marène n'est basée que sur les dires des pêcheurs et que l'erreur est ici flagrante, je pense qu'on peut encore exclure cette espèce dont l'acclimatation était assez improbable. Le gros poisson que j'ai mesuré était-il un survivant des anciennes Féras ? C'est fort probable, c'est d'ailleurs le seul dont la combinaison de caractère permette cette assimilation. Mais il se trouvait en décembre sur les frayères du bord du mont, alors que la Féra frayait en février à grande profondeur. Il était remarquable par la pâleur de ses teintes (Féra blanche !) et en particulier par sa caudale rosée. On peut donc admettre qu'il existe encore au Léman des exemplaires très raréfiés de l'ancienne et authentique Féra. Il y a peu d'espoir qu'ils redeviennent jamais abondants, pourtant il n'est pratiquement pas impossible que la Féra reprenne un jour sa place dans le lac si les conditions biologiques n'empirent pas comme elles menacent, à vrai dire, de le faire. En attendant, les essais faits sporadiquement de tendre des filets sur ses anciennes frayères n'ont donné à ma connaissance que des résultats négatifs.

Les Corégones actuellement pêchés au Léman sont très certainement des Palées issues du lac de Neuchâtel, au moins dans leur immense majorité. Mais l'exemple de cette Féra montre qu'il pourrait y avoir parmi les milliers de Corégones pêchés, à l'occasion, un Lavaret ou deux ou quelques Gravenches authentiques. Dans ce cas, serait-il possible de les reconnaître ? Avec une certitude absolue et dans tous les cas, quand il s'agirait d'exemplaires uniques, je ne le crois pas. Par contre, si l'on disposait de quelques individus supposés appartenir à l'une ou l'autre forme, j'en suis convaincu. Les tableaux et les schémas qui suivent montrent sur quoi s'appuie ma conviction. Par exemple pour les deux témoins

Tableau 2.

Moyenne arithmétique, erreur moyenne, écart-étalon (éc.) et coefficient de variabilité (c. v.) pour les principaux caractères biométriques des trois types de Corégones représentés en Suisse romande et en Savoie.

	Lavaret	Palée	Bondelle
Br (Branchiospines du premier arc)	38,08 ± 0,31 éc. 3,04 c. v. 7,98	26,91 ± 0,09 2,17 8,07	33,98 ± 0,11 2,27 6,68
Ec (Ecailles de la ligne latérale)	83,57 ± 0,45 4,43 5,18	89,44 ± 0,17 4,1 4,58	81,21 ± 0,17 3,73 4,59
N' (Indice N' = D/F + Ec — 6/C)	106,21 ± 0,86 8,6 8,1	118,13 ± 0,5 11,75 9,95	73,74 ± 0,47 9,83 13,32
N'' (Indice N'' = C/D + 10 fois 6/1)	285,46 ± 1,28 12,73 4,46	282,39 ± 0,43 10,02 3,55	325,55 ± 0,95 17,6 5,04
D/F (Base de la dorsale sur base de l'anale)	108,69 ± 0,74 7,45 6,86	111,75 ± 0,39 9,17 8,21	87,52 ± 0,32 6,82 7,78
C/D (longueur sur base de la dorsale)	149,03 ± 0,82 8,07 5,42	149,45 ± 0,25 5,98 4	176,95 ± 0,61 12,73 7,2
3/1 (longueur de la tête sur longueur du corps)	16,41 ± 0,05 0,5 3,05	15,99 ± 0,02 0,5 3,13	16,8 ± 0,03 0,54 3,2
6/C (longueur de la pectorale sur longueur de la dorsale)	84,15 ± 0,36 3,55 4,22	82,92 ± 0,18 4,25 5,12	95,23 ± 0,25 5,25 5,52
6/1 (longueur de la pectorale sur longueur du corps)	13,6 ± 0,06 0,64 4,74	13,36 ± 0,03 0,65 4,83	14,08 ± 0,04 0,81 5,73
M/3 (Hauteur sur longueur de la tête)	69,51 ± 0,22 2,17 3,12	72,35 ± 0,14 2,95 4,08	69,57 ± 0,16 2,78 4
L/7 (Hauteur sur longueur du pédicule caudal)	86,52 ± 0,85 8,49 9,82	86,5 ± 0,37 8,65 10	75,49 ± 0,38 7,91 10,48
4/3 (diamètre de l'œil sur longueur de la tête)	20,06 ± 0,08 0,84 4,1	19,11 ± 0,05 1,1 5,77	22,3 ± 0,07 1,58 3,5
5 *a* (longueur des individus de 5 ans)	37,19 ± 0,14 1,28 3,39	41,45 ± 0,17 2,94 7,1	32,03 ± 0,14 1,12 3,5
6 *a* (longueur des individus de 6 ans)	39,65 ± 0,37 1,55 6,1	46,57 ± 0,28 2,19 5,97	33,47 ± 0,12 1,18 3,52

TABLEAU 3. — (Mêmes indications que le tableau n° 2.)

Moyennes correspondant à la Palée de fond du lac de Neuchâtel, au Corégone actuel du Léman, à 5 Palées, 5 Corégones du Léman, 5 Lavarets, tous pris au hasard et les 2 Lavarets de KREITMANN, à Thonon.

	Palée de fond	Corégone actuel du Léman	5 Palées	5 Corégones du Léman	5 Lavarets	2 Lavarets du Léman
Br	27,57 ± 0,21 2,03 7,32	26,8 ± 0,11 2,34 8,72	27,6	26,8	39,2	35
Ec	88,52 ± 0,38 3,7 4,19	89,1 ± 0,18 4,1 4,61	89,4	90	83,4	83,5
N'	110,44 ± 1,05 9,99 9,05	112,35 ± 0,42 9,19 8,2	113,6	119,6	99,8	96
N"	286,89 ± 1,06 10,8 3,67	280,77 ± 0,67 14,41 5,14	284,6	279	297,2	308
D/F	106,59 ± 0,82 7,83 7,35	107,33 ± 0,41 8,04 7,5	111,2	111	103,2	105
C/D	151,56 ± 0,87 8,21 5,42	146,94 ± 0,53 11,35 7,75	150,2	153,2	157	162
3/1	15,9 ± 0,04 0,42 2,67	16,01 ± 0,02 0,45 2,81	15,8	15,6	16,9	17
6/C	84,65 ± 0,37 3,48 4,12	83,38 ± 0,2 4,31 5,18	86,9	81,4	86,8	92,5
6/1	13,5 ± 0,06 0,61 4,52	13,39 ± 0,06 0,8 6	13,4	13	14	14,8
M/3	72,15 ± 0,3 2,88 4	(71,15 ± 0,28 2,97 4,18)	73,9	(71,1)	70,8	70,2
L/7		87,50 ± 0,44 8,19 9,35	83,9	85	93,9	97,7
4/3	18,95 ± 0,1 0,98 5,19	19,06 ± 0,08 1,48 7,77	19,9	17,6	19,3	18,9
5 *a*	39,89 ± 0,22 1,88 4,7	40,11 ± 0,18 1,18 2,97	40 4 indiv.	40,7 1 indiv.	—	—
6 *a*	45,77 ± 0,48 1,73 3,77	50,37 ± 0,33 1,63 3,23	—	50,4 3 indiv.	—	—

que Kreitmann a déposés à Thonon, je crois prouver que ce sont d'authentiques Lavarets.

Une détermination n'est pas possible sur la base d'une description simple et l'exemple de Kreitmann prouve qu'un spécialiste même remarquablement averti peut être victime de graves erreurs quand il se fie à ses seules impressions personnelles. Il faut un minimum d'objectivité qui est en général mieux garanti par les chiffres. C'est pourquoi je présente ci-contre un tableau qui sera fondamental pour mes travaux sur les Corégones. Ce tableau fournit la moyenne arithmétique, l'erreur moyenne de la moyenne, l'écart étalon (standard deviation) et le coefficient de variabilité pour les différents caractères biométriques qu'il m'a paru utile de conserver parmi tous ceux que j'ai envisagés jusqu'à présent, en particulier, avec Quartier, pour les Corégones du lac de Neuchâtel.

Le tableau nº 3 fournit les données correspondantes pour l'ensemble des Corégones du Léman comparés aux Palées de fond du lac de Neuchâtel et les moyennes simples pour quelques séries de 5 individus pris au hasard plus celles des deux Lavarets conservés par Kreitmann à Thonon. L'examen de ces tableaux si touffus n'est pas aisé. On y voit pourtant assez clairement que pour les caractères qui différencient le mieux le Lavaret et la Palée (branchiospines, écailles, longueur moyenne des individus de 5 et de 6 ans), le Corégone actuel du Léman est indiscutablement une Palée. Les écarts des moyennes arithmétiques entre Corégones du Léman et Palées sont presque toujours inférieurs à trois fois l'erreur moyenne. Seules font exceptions quelques valeurs; l'indice N', le rapport D/F, le rapport C/D, le rapport M/3, la longueur des individus de 6 ans. La comparaison du tableau 1 de la page 3 avec les valeurs — surtout les trois premières — obtenues pour l'actuel Corégone du Léman prouve qu'il n'est pas permis de qualifier celui-ci de Féra ni de Gravenche.

Le rapport M/3 pour le Corégone du Léman n'est basé que sur les mesures de Dussart. (Je ne prenais pas au début du travail la hauteur M de la tête.) L'écart qu'on observe peut être attribuable à une différence dans la façon de prendre les mesures, et la moyenne de M/3 est sujette à caution pour les Corégones du Léman. Je crois que l'apparente anomalie s'explique le plus simplement par un facteur personnel. En principe, il est indispensable dans ce genre d'étude que les mesures comparatives soient toutes

prises par le même opérateur qui a parfois de la peine à fixer ses repères. C'est pourquoi je n'ai pas grande confiance dans le rapport L/7, les limites de la longueur du pédicule étant difficiles à préciser. C'est d'ailleurs à la suite d'erreurs évidentes que j'ai dû renoncer provisoirement aux valeurs du rapport $\frac{L}{7}$ chez la Palée de fond.

Il est fort curieux d'observer que pour les deux premières anomalies, indice N' et rapport D/F, l'analogie est très nette entre le Corégone du Léman et la Palée de fond du lac de Neuchâtel. Au vu de ce résultat inattendu j'ai cherché à savoir quels alevins de Palée ont été déversés au Léman. Mademoiselle WUTRICH, assistante à l'Inspectorat de la pêche à Neuchâtel a compulsé pour moi les archives de ce bureau.

Il résulte d'évidence de cette recherche que la Palée de fond est plus fortement représentée dans les livraisons d'œufs que la Palée de bord. Le service de la pêche de Neuchâtel ayant d'abord assuré l'emploi suffisant de ses vases à incubation avant de livrer l'excédent. Ce renseignement est précieux, il prouve non seulement que la Palée est reconnaissable dans son nouveau milieu, mais encore qu'il est possible dans une certaine mesure d'apprécier à quelle variété appartiennent les Corégones du Léman. Il semble que la variété dite Palée de fond est en forte proportion au moins celle qui s'est acclimatée.

Le comportement de la Palée dans le Léman est intéressant. Au contraire du lac de Neuchâtel, ce sont plutôt les grands individus qui frayent le plus tardivement et sur le bord du mont. Ce sont les plus petits, donc les plus jeunes qui frayent en beine. Cette modification dans les habitudes semble bien indiquer que les modalités de la fraie ne sont pas taxonomiquement utilisables. Une même forme morphologiquement reconnaissable pouvant selon les conditions frayer plus ou moins tôt ou plus ou moins profondément.

Le seul indice qu'en changeant de lac ces poissons se soient un peu modifiés est fourni par le rapport C/D qui exprime la hauteur relative de la dorsale. Sa valeur est plus faible que celle de la Palée, d'une quantité égale à cinq fois environ l'erreur moyenne. La différence est donc significative. Peut-être faut-il y voir une conséquence d'un changement dans les modalités de la croissance. En effet, la croissance du Corégone du Léman est accélérée comparée à celle de la Palée, du moins semble-t-il, dès la cinquième

année. Je n'ai pas établi la courbe (fig. 4) sur la totalité des individus dont je disposais, c'eut été trop long. J'ai choisi les 110 Corégones en fraie mesurés par Dussart en décembre 1949 à Lugrin et Thonon. Ces individus n'ont pas été pris absolument au hasard et c'est un inconvénient. Ils comportent en somme deux lots parce que l'Inspectorat de la pêche à Thonon avait remarqué que pendant

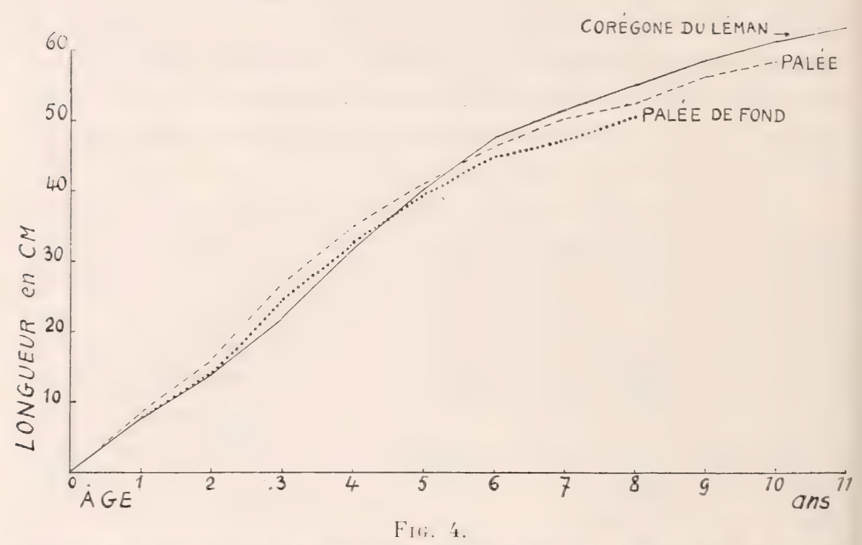


Fig. 4.

Courbes de croissance du Corégone du Léman comparé aux Palées du lac de Neuchâtel. Longueurs du corps calculées après évaluation de l'âge par lecture des écailles.

les pêches de reproduction on capturait des petits et des grands individus, sans guère d'intermédiaires. Je désirais m'assurer qu'il ne s'agissait pas de deux formes différentes.

Les courbes de variation des nombres d'écailles et de branchiospines ont prouvé d'emblée qu'il ne s'agissait en effet que d'une différence d'âge des sujets, que les petits ne pouvaient en aucun cas être des Lavarets. Les calculs biométriques ont confirmé ce résultat.

Les 110 individus mesurés comprenaient une moitié environ de « petits », en général âgés de cinq ans, dont la longueur assez uniforme atteint en moyenne 40 cm. environ. Trois de ces individus n'avaient que 4 ans, étant grands pour leur âge (37 à 39 cm.).

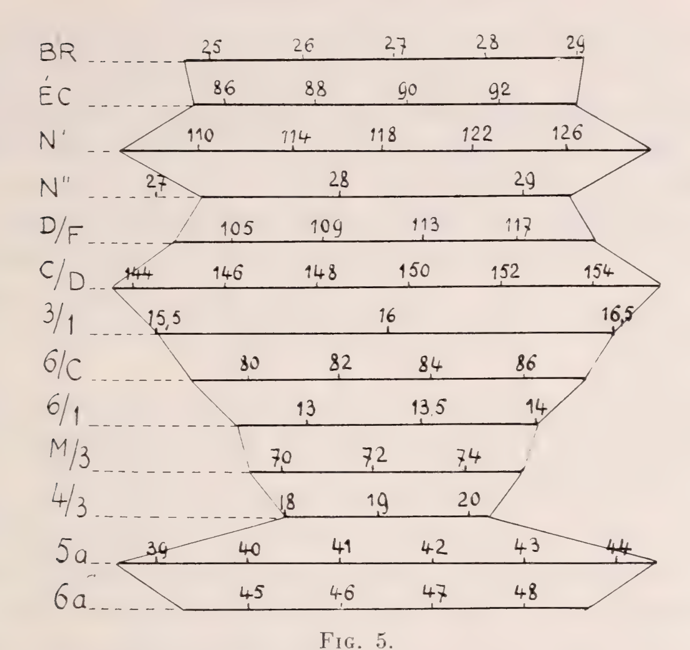


Fig. 5.

Diagramme des principales mesures de la Palée.
(Explications dans le texte.)

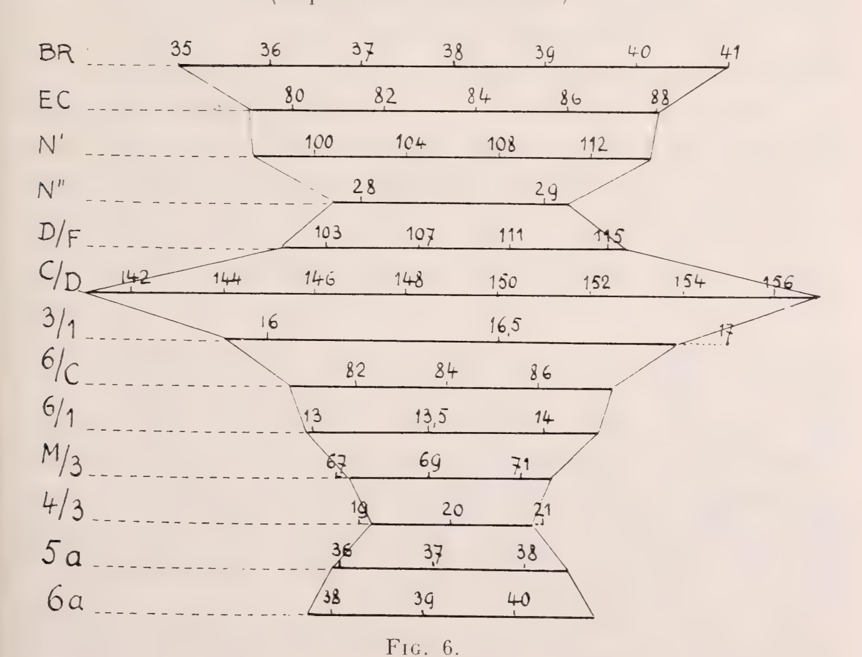


Fig. 6.

Diagramme des principales mesures du Lavaret.
(Explications dans le texte.)

Le reste de la série comprenait des spécimens de 6 ans (27 individus de 50 cm. en moyenne), de 7 ans (20 individus de 52 cm. environ), de 8 ans (14 individus ayant ± 55 cm.) Un individu de 59 cm. accuse 9 ans, deux ont 11 ans, l'un avec 63 cm., l'autre 64,2 cm.

On voit que ce sont des exemplaires de fort grande taille. Je n'en ai point vus d'aussi grands dans le lac de Neuchâtel. Ces individus, qui ne sont pas des Féras, égalent les dimensions exceptionnelles des Féras authentiques que possède le Musée de Genève.

Pour faciliter l'usage des nombres fournis dans les tableaux précédents, je suggère d'en présenter l'essentiel par des diagrammes tels que ceux des figures 5 et 6.

Chaque ligne horizontale correspond à une échelle de variabilité pour un caractère utilisable taxonomiquement. L'étalement des bandes correspond à l'écart étalon de part et d'autre de la moyenne. Il va sans dire que pour chaque caractère un individu isolé peut accuser une valeur telle que le point correspondant à cette valeur tombe — parfois fort loin — en dehors de l'échelle indiquée (environ une chance sur trois). Qu'on essaie de reporter les valeurs fournies par les Corégones du Léman sur les diagrammes de la Palée et du Lavaret et l'on verra d'une façon concrète pourquoi il est exclu que ces Corégones du Léman se rapportent à la forme du lac du Bourget, tandis que pour 5 d'entre eux seulement, pris au hasard, l'appartenance au même type que la Palée est déjà évidente. Qu'on tente ensuite de reporter les moyennes des anciennes Féras et Gravenches sur le diagramme des Palées; les différences sont telles, pour les 4 premières valeurs (les plus importantes pour la discrimination des formes de Corégones) qu'on sera surpris des écarts que cette opération met en évidence. Je trouve enfin curieuse la confrontation des moyennes des deux Lavarets conservés comme témoins par Kreitmann et déposés à Thonon: ils se révèlent assez éloignés du type moyen. Ils s'en écartent surtout par la longueur remarquable de leurs nageoires, surtout de leur dorsale, ce qui influe sur les valeurs N'', C/D, 6/C et 6/1. Il n'est pas impossible que cet écart résulte du fait que ces deux exemplaires ont été choisis et non pas pris au hasard.

Il n'est pas indispensable de considérer toujours toutes les valeurs, il suffit pour comparer deux formes données de considérer

dans les tableaux les caractères les plus adéquats pour les différencier.

Par exemple, la combinaison Ec. et N' est toute indiquée pour déterminer pratiquement une Féra par opposition à une Palée. Ainsi, la grosse femelle de 56 cm. dont j'ai parlé n'est assurément pas une Palée, elle est peut-être une Féra authentique parce qu'elle accuse pour ces deux valeurs essentielles: Ec = 76, N' = 89,8.

Conclusions.

En conclusion, il paraît bien évident que les Corégones qu'on pêche actuellement dans le Léman sont des Palées au moins dans leur immense majorité; il est même permis de supposer que ce sont en grande partie des Palées dites de fond. Je ne vois dans ces résultats biométriques aucune raison de croire qu'une hybridation quelconque avec l'ancienne Gravenche se soit produite.

Si l'on admet cette conclusion, qui à mon sens s'impose, il est permis d'en inférer divers corollaires:

1° Le Lavaret introduit dans le Léman n'y a pas fait souche, du moins n'en ai-je trouvé jusqu'à présent aucune trace.

2° Aucun des Corégones du type *dispersus* introduits dans le Léman ne s'y est maintenu.

3° La Gravenche semble avoir disparu de notre lac, elle doit être considérée comme une forme éteinte.

4° La Féra ne paraît plus représentée que par de rares survivants, échappant par leur rareté même aux pêches normales. Elle paraît en voie de disparition.

5° L'idée très répandue de l'existence de formes hybrides paraît controuvée. Quoique l'hybridation expérimentale des Corégones soit réputée facile, il doit exister dans la nature des circonstances qui s'opposent à la propagation des hybrides éventuels. Peut-être ces hybrides hypothétiques sont-ils stériles ? Si tel était le cas, l'introduction massive de la Palée aurait pu donner le coup de grâce à la Gravenche, d'autant plus que la fécondation artificielle (au cours de laquelle on mélange au hasard les reproducteurs) est pratiquée sur une vaste échelle.

6° Le transport et l'acclimatation de la Palée dans le Léman n'ont guère modifié ses caractères morphologiques. Sauf la croissance qui paraît un peu plus rapide et une légère modification dans les proportions de la nageoire dorsale — modification peut-être corrélative de la croissance —, l'identité de la Palée acclimatée avec l'espèce souche est remarquable. Cette constatation est en contradiction flagrante avec les opinions couramment admises.

7° Ma dernière remarque intéresse plutôt les milieux de la pisciculture où l'on entend parfois nier l'utilité pratique des fécondations artificielles de Corégones. La preuve est apportée ici du succès de l'introduction de la Palée dans un lac où elle n'existait pas — peut-être au détriment d'une espèce autochtone. Donc, les immersions d'alevins, quand elles sont massives et répétées, peuvent donner le résultat escompté. Il est probable que le Lavaret se serait aussi acclimaté à la longue si on avait poursuivi plus longtemps la campagne de repeuplement, en évitant, au moins au début, la pêche exagérée des individus trop jeunes.

BIBLIOGRAPHIE

1927. Bauer, V. *Die Felchen des Laacher Sees.* Zool. Anz. Bd. 74, pp. 167 à 181.

1944. Combe, S. *Le réempoissonnement du Léman.* Le Pêcheur suisse, VIII, n° 6, pp. 167-168.

1949. Dottrens, E. et Quartier, A. *Les Corégones du lac de Neuchâtel, Etude biométrique.* Rev. suisse de Zool., t. 56, n° 37, pp. 689 à 730.

1950. Dottrens, E. *Sur le Lavaret du lac du Bourget.* Archives des Sciences, vol. 3, fasc. 3, pp. 189 à 202.

1890. Fatio, V. *Faune des Vertébrés de la Suisse. Poissons*, II.

1825. Jurine. *Histoire abrégée des poissons du Léman.* Mém. Soc. Phys. et Hist. Nat., t. 3, pp. 133 à 235.

1929. Kreitmann, L. *L'acclimatation du Lavaret du Bourget dans le lac Léman et sa relation avec la systématique des Corégones.* Actes IV[e] Congrès intern. Limn. pure et appl., pp. 415 à 433.

1874. Lunel, G. *Histoire naturelle des Poissons du Léman.*

1947. Porchet, F. *Le réempoissonnement du Léman en Corégones.* Le Pêcheur suisse, XI[e] année, n° 12, pp. 397 à 399.

1948. Steinmann, P. *Der Weissfelchen des Bodensees und die Frage der Artbildung im Felchengeschlecht.* Zeitschrift für Hydrol. Bd. X, 4, pp. 1 à 10.
1950. —— *Ein neues System der mitteleuropäischen Coregonen.* Rev. suisse de Zool., t. 57, nº 17, pp. 517 à 525.
1950. —— *Monographie der schweizerischen Koregonen* (1re partie) Revue suisse d'Hydrol., vol. 12, pp. 109 à 189.
1920. Surbeck, G. *Beitrag zur Kenntniss der schweizerischen Coregonen.* Festschrift für Zschokke, nº 15, pp. 3 à 15.
1927. —— *Einige Bemerkungen zu Waglers Abhandlung über,, Felchenzucht am Bodensee''.* Schw. Fisch. Z. 35, pp. 121 à 123.
1912. Thienemann, A. *Die Silberfelchen des Laachersees. Die Ausbildung einer neuen Coregonenform in einem Zeitraume von 40 Jahren.* Zool. Jahrbücher, Abt. für Syst. Bd. 42.
1928. —— *Die Felchen des Laachersees.* Zool. Anz. Bd. 75, pp. 226 à 240.
1927. Wagler, E. *Felchenaufzucht am Bodensee.* Schw. Fisch. Z. 35, pp. 117 à 121.
1937. —— *Die Coregonen in den Seen des Voralpengebietes IX. Die Systematik der Voralpencoregonen.* Intern. Rev. der Hydrobiol. und Hydrographie. Bd. 35, pp. 345 à 446.



Tome 57, Fascicule supplémentaire nº 1. — Mars 1950.

Symposion über Probleme der physiologisch-genetischen Embryologie in Bern 6.—9. Sept. 1949.

Organisierte Feldphänomene (Induktion und Kompetenz) und zelluläre Erbfaktoren in der embryonalen Entwicklung.

Veranstaltet unter den Auspizien der « Union internationale des Sciences Biologiques (U. I. S. B.) » und des « Institut international d'Embryologie de l'U. N. E. S. C. O. » und mit Unterstützung der kantonalen Erziehungsdirektion, Bern.

INHALTSVERZEICHNIS

VORWORT

Das Symposion über Probleme der physiologisch-genetischen Embryologie hatte zum Ziel, zwei etwas von einander isolierte Forschungsgebiete, die experimentelle Embryologie der Primitiventwicklung und die entwicklungsphysiologische Genetik miteinander in Kontakt zu bringen. Diesmal sollten an wenigen, besonders eingehend erforschten Problemen der Primitiventwicklung, vor allem der neuralen Induktion und der Lithiumwirkung die entwicklungsmechanischen und biochemischen Zielsetzungen dargelegt werden. Hier treten einmal ganze Zellverbände als Blasteme und dann die Leistungen des Zytoplasmas in den Vordergrund. (Vorträge von A. Dalcq, P. D. Nieuwkoop, Toivonen, Brachet und Gustafson). Die entwicklungsphysiologische Genetik macht für spätere Entwicklungsphasen der Morphogenese deutlich, wie tief einzelne Gene den Ablauf der Entwicklung verändern können. (Vorträge von F. Baltzer, E. Hadorn und H. Grüneberg.) Diese Befunde geben eine gute Grundlage für eine Erörterung unserer Vorstellungen darüber, wie die Gene einerseits (C. H. Waddington) und das komplexe submikroskopische Gefüge des Zytoplasmas anderseits (F. E. Lehmann) bei der Morphogenese der Tiere beteiligt sind. Es kann sich bei unseren lückenhaften Kenntnissen nur um eine Neufassung von Fragestellungen handeln, die gerade heute, wo das Elektronenmikroskop bei der Erforschung der Feinstruktur des Zytoplasmas eine wesentliche Rolle übernehmen wird, besonders erwünscht ist.

Die 19 aktiven Teilnehmer des Symposions, wie die jüngeren und die gereifteren Zuhörer haben aus den Vorträgen und aus den gemeinsamen Aussprachen viel gewonnen und sind deshalb der verständnisvollen und grosszügigen Unterstützung durch die U. I. B. S. und die Erziehungsdirektion des Kantons Bern sehr dankbar. Mögen auch die hier publizierten Vorträge und Diskussionen, die in gekürzter Form wiedergegeben sind, der internationalen wissenschaftlichen Zusammenarbeit dienen.

Bern, im Dezember 1949.

F. E. Lehmann.

Verzeichnis der Vortragenden und der Diskussionsvotanten.

Vortragende: Prof. Dr. F. Baltzer, Zoologisches Institut der Universität, Sahlistrasse 8, *Bern*. — Prof. Dr. Jean Brachet, Laboratoire de morphologie animale, Faculté des Sciences, 1850, chaussée de Wavre, *Bruxelles* (Belgique). — Prof. Dr. A. Dalcq, Institut d'Anatomie, 97, rue aux Laines, *Bruxelles* (Belgique). — Tryggve Gustafson, Wenner Grens Institut, Norrtullsgatan 16, *Stockholm*. — Dr. H. Grüneberg, University College, Gower Street, *London* W. C. 1. — Prof. E. Hadorn, Zoologisches Institut, Universität, *Zürich*. — Prof. F. E. Lehmann, Zoologisches Institut der Universität, Abteilung für Zoophysiologie, Sahlistrasse 8, *Bern*. — Dr. P. D. Nieuwkoop, Hubrecht Laboratorium, Janskerkof 2, *Utrecht* (Holland). — Dr. S. Toivonen, Inst. Zool. Univ., Routatienkl. 3, *Helsinki* (Finnland). — Prof. Dr. C. H. Waddington, Institute of Animal Genetics, West Mains Road, *Edinburgh* 9 (England).

Diskussionsvotanten: Brøndsted, Prof. Dr. H. V., Institut for Allm. Zoologi, Universitetsparken 3, *Kopenhagen*. — Henke, Prof. Dr. K., Zool. Institut d. Universität, *Göttingen*. — Devillers, Dr. Ch., Institut d'Embryologie, Collège de France, place Marcelin-Berthelot, *Paris*, V^{e}. — Pasteels, Prof. Dr. J., Institut d'Anatomie, 97, rue aux Laines, *Bruxelles*. — Ranzi, Prof. Dr. S., Istituto di Zoologia, Via Celoria 10, *Milano*. — Raven, Prof. Dr. Chr. P., Zoolog. Institut, Janskerkof 3, *Utrecht* (Holland). — Rotmann, Prof. Dr. E., Institut für Entwicklungsphysiologie, Kerpenerstr. 13, *Köln*. — Töndury, Prof. G., Anatomisches Institut der Universität, *Zürich*. — Weiss, P., Prof., Dept. of Zoology, University of Chicago, *Chicago* 37, (Ill., U. S. A.).

LA GENÈSE DU COMPLEXE INDUCTEUR CHEZ LES CHORDÉS

par

Albert Dalcq [1].

L'unité qu'implique la notion de Chordé réside dans l'allure générale des processus cinématiques, qui conduisent à l'isolement d'un organe axial continu et à son flanquement par des blocs métamérisés, et dans celle des processus dynamiques, qui évoquent un organe neural plus ou moins cérébralisé. Ce double thème fondamental, tel une basse et un chant, est amplement modulé selon les groupes, des Prochordés aux Mammifères, dans le large intervalle séparant la phase de pure segmentation et l'installation des différenciations histogénétiques. Nous réitérons la proposition de qualifier l'ensemble de ces événements, qu'ils soient normaux ou anormaux, de *morphochorésis*; celui-ci sera intrinsèque s'il dépend uniquement de la constitution des cellules telle qu'elle résulte du clivage, extrinsèque s'il dépend en outre de transferts matériels (inductions). Ayant reçu pour tâche d'étudier la « genèse du complexe inducteur », nous pouvons formuler plus précisément notre programme: l'analyse des causes du morphochorésis intrinsèque, ou, mieux encore, l'étude des prodromes du morphochorésis; comprendre celui-ci tel qu'il s'engage dans l'œuf *normal*, en rassemblant de façon cohérente les données de l'observation et de l'expérience.

L'inégalité dans l'étendue des informations concernant les divers groupes est patente. Elle sera compensée par un souci de comparaison. L'indubitable unité phylogénétique des Chordés permet de présumer de l'unité des processus si fondamentaux que nous devons examiner; par-delà les diversités éventuelles, il faut dégager les constantes, ou signaler les enquêtes encore nécessaires.

[1] Laboratoire d'Anatomie et Embryologie humaines, Bruxelles.

Il est légitime de partir des Amphibiens, tant au point de vue de leur position zoologique intermédiaire que de l'ampleur de nos connaissances à leur sujet. Mais leurs traits d'organisation germinale ne sont pas nécessairement généralisables tels quels.

I. Amphibiens.

Les informations descriptives et expérimentales peuvent dès à présent être intégrées en une série de propositions coordonnées qui concernent le germe normal.

1. *L'oogénèse bâtit un germe qui n'est pas seulement polarisé mais symétrisé.*

Nous venons de montrer, dans une étude plus générale de la Morphogénèse (1949), que cette proposition est vraisemblablement valable pour tout œuf de Coelomate. L'idée courante que la symétrisation de l'œuf d'Amphibien est un fait d'épigénèse néglige des aspects évidents chez certaines espèces et la donnée certaine de la parthénogénèse traumatique (l'absence de relation entre l'endroit de la piqûre et le siège du croissant gris, A. Brachet, 1911) ainsi que la situation comparable qui existe dans l'œuf fécondé des Urodèles. La préexistence d'une organisation symétrisée ressort de l'étude, encore inédite, de l'oogénèse chez divers Anoures et Urodèles (Mlle M. Wittek). Au cours de la croissance de l'oocyte, les zones de vitellus, distinguables par la taille des plaquettes, se disposent obliquement sur l'axe de polarité. La mélanine corticale affecte une répartition correspondante ou plutôt réciproque, le manteau pigmentaire descendant moins bas du côté où les grosses plaquettes s'élèvent le plus haut (préfiguration d'un croissant « gris » ou « dépigmenté »). On retrouve, en dehors du pigment, sous le plasmolemme, la couche corticale ribonucléique que J. Brachet (1947) a mise en évidence par centrifugation des gros oocytes. Cependant, cette couche disparaît dans la phase ultime de croissance, et, de même, sauf chez certaines espèces, telle *Rana esculenta*, la surcharge vitelline finit par obnubiler les signes de symétrisation (comme on le voit aussi chez les Monotrèmes, cft p. 15). Il est plausible d'admettre que l'organisation symétrisée subsiste au point de vue fonctionnel et ressurgit par l'activation. Il y aurait lieu de rechercher si la région « ventrale » latente n'est pas, dans la

fécondation normale, la plus propice à la pénétration du spermatozoïde.

2. *La fécondation entraîne deux réactions pelliculaires successives, celle d'activation et celle de symétrisation.*

Cette notion, établie par Ancel et Vintemberger (1932 à 1948), montre la complexité des processus qui se déroulent, tant dans la profondeur qu'en surface, entre la prise de contact de la spermie et l'appariement des pronuclei, qui coïncide avec la figuration pigmentaire révélatrice. Le postulat légitime de l'analyse a été que les déplacements du pigment sont dus à des activités de la pellicule hyaline où les grains sont enrobés. La réaction d'activation paraît strictement corticale; c'est un phénomène de lame mince, rapide, jusqu'ici non dissociable, à cheminement végétatif-animal, puis en sens inverse. Nous suggérons qu'elle pourrait correspondre à un pelotonnement des macromolécules de la pellicule dans la moitié animale, phénomène suivi du retour à leur déploiement initial. La réaction de symétrisation se produit après la série des transformations internes liées au monaster spermatique, au gonflement et au rapprochement des pronuclei. Du fait qu'elle peut être modifiée de façon répétée, la dernière manœuvre annulant les précédentes, nous déduisons qu'elle n'est pas progressive, mais déclenchée quand une série de conditions ont été réalisées. Elle consiste alors, dans l'œuf normal, en un mouvement de la pellicule qui glisse sur le cytoplasme vitellin sous-jacent en charriant le pigment. Ce mouvement part de la portion de zone sous-équatoriale qui deviendra dorsale, se propage vers le pôle animal et sur les côtés, atteint la future zone ventrale et contourne le pôle végétatif pour venir s'éteindre à son point de départ. Cette allure nous suggère également une onde de modifications macromoléculaires, mais le déplacement produit est important et irréversible (cf. 3). Dans la fécondation normale, chez *Rana temporaria*, le départ du mouvement pelliculaire est exactement opposé au point d'insémination; il n'est pas établi si la relation dépend d'une transmission en surface ou en profondeur. L'ascension de la pellicule « marche de pair » avec une élévation des grosses plaquettes en un mur vitellin qui forme la substance du croissant gris et, par conséquent, de la zone marginale dorsale. Ici encore, il faudrait décider si la pellicule entraîne le cytoplasme vitellin sous-jacent, ou si celui-ci, se dépla-

çant à la suite des remaniements nucléo-astériens, provoque la série des transformations pelliculaires.

3. *La pellicule est la couche périphérique du cytoplasme où ne pénètrent pas les plaquettes vitellines et dans laquelle se loge la mélanine corticale.*

Ceci est une prise de position personnelle, résultant de l'examen des notions de *coat* et de champ cortical en fonction des données cytologiques (D. et Dollander, 1948). Remarquons tout d'abord qu'il existe probablement deux sortes de grains mélaniques; comme paraît le montrer la centrifugation des gastrulas (E. J. Boell, 1948, fig. 3, p. 780), les grains interstitiels seraient différents des corticaux. C'est de ceux-ci que nous nous occupons pour remarquer que: *a*) là où de grosses plaquettes atteignent la pellicule, sans jamais toucher exactement le plasmolemme, le pigment cortical manque; *b*) là où il y a beaucoup de pigment cortical, la pellicule s'épaissit d'autant, par nécessité de loger ces grains. Il y a une incompatibilité (observable au cours des inversions), une sorte de répulsion physique (électrostatique ?) entre le pigment cortical et le gros vitellus de la cupule végétative. Que celui-ci diffère des grains moyens et petits se conçoit bien, puisqu'il a pris naissance dès le début de la vitellogénèse; il est le plus « mûr ». Ainsi définie, la pellicule forme une capsule ayant une épaisseur maximale au pôle animal, minimale au pôle végétatif, décroissant plus rapidement du côté dorsal que ventral, de sorte qu'elle est sensiblement plus mince dans la zone sous-équatoriale dorsale que ventrale. Abstraction faite de toute autre propriété la variation d'épaisseur nous donne un *champ pelliculaire* que nous n'identifions cependant pas avec le champ cortical.

4. *Un étirement ascendant de la pellicule*, sur une face de l'œuf, d'un côté de l'axe de polarité, *entraîne une lame de cytoplasme à grosses plaquettes*, et fixe ainsi, à la volonté de l'expérimentateur, le côté dorsal. Réciproquement, *un glissement descendant de la masse cyto-vitelline végétative laisse adhérente au cortex une lame de cette même nature* et cause l'initiation du mouvement pelliculaire, la fuite du pigment, l'amincissement de la pellicule (cf. 3), bref le tableau du croissant de Born. La première de ces propositions découle de l'analyse d'Ancel et Vintemberger; l'étirement résul-

tant de la persistance d'une certaine adhésion à la membrane vitelline. La seconde, de l'examen par Pasteels (cft 1946) des œufs inversés en position forcée. La convergence de ces deux moyens d'action sur la symétrisation, l'un par la pellicule, l'autre par la profondeur, est très significative: les structures pelliculaire et profonde sont unies par une relation entièrement réciproque. On comprend par là les effets de la ligature précoce (Fankhauser 1930) qui perturbe de façon incontrôlable cette inter-relation, et ceux de la centrifugation (Pasteels, 1940), qui agit sur le tassement vitellin et peut troubler la formation du mur dorsal.

5. *Après la copulation des pronuclei, le cortex de l'œuf*, formé de la pellicule et d'une lame adhérente (épaisseur ?) de cytoplasme chargé de plaquettes petites, moyennes ou grosses selon les latitudes, et naturellement aussi des lipochondries et granules interstitiels, constitue le *champ morphogénétique*. Cette notion résulte de l'analyse, faite par Pasteels (1938-1946) des modalités de morphochorésis réalisables à volonté par le déplacement du matériel cyto-vitellin, soit par simple inversion à divers degrés, soit par centrifugation. A partir de ce moment, la liaison entre la pellicule et la couche sous-jacente constitue (cf. 8) une structure stable, qui continue à marquer son influence même si un vaste remaniement pigmentaire est venu épaissir la pellicule dans la zone de l'ancien croissant gris. On doit donc de nouveau poser, à ce propos, un problème d'organisation macro-moléculaire.

Dans le germe normal, toujours encore insegmenté, la zone d'efficience maximale du champ morphogénétique est donnée à la fois par l'étirement de la pellicule (facteur « négatif ») et par la présence du mur de grosses plaquettes, avec tous les éléments interstitiels que celui-ci peut contenir (facteur « positif »). Ce matériel deviendra, sans autre remaniement topographique que le clivage, le matériel marginal dorsal, c'est-à-dire l'essentiel du complexe inducteur. Ici se pose l'alternative: cette région doit-elle son activité à l'interaction de la pellicule et du cytoplasme macro-vitellin sous-jacent, ou à l'existence d'un « plasme » dorsal, selon l'hypothèse envisagée avec faveur par Lehmann (1942) ?

6. *Le matériel cyto-vitellin dorsal n'a rien de spécial* et l'idée d'un plasme qui y serait latent peut être écartée. En effet, ce matériel peut provenir de n'importe quelle partie sous-équatoriale du bord

de la cupule vitelline, comme le montrent les diverses manœuvres fixant à volonté le plan de symétrie bilatérale (cf. 2). D'autre part, après la symétrisation, on peut par centrifugation ou par inversion (MOTOMURA, 1935, PASTEELS, *l. c.*) le reporter n'importe où : il ne véhicule pas avec lui une condition fixant le côté dorsal. Dans les ligatures sagittales de l'œuf divisé en deux blastomères (D. et DOLLANDER, *l. c.*) il est reporté sur la face de séparation, et cependant la nouvelle zone médio-dorsale ne lui correspond pas. Dans les ligatures frontales *(ibid.)*, une nouvelle zone marginale dorsale, pleinement active, peut se reconstituer indépendamment de lui.

7. *Le morphochorésis*, signalé d'abord par une invagination gastruléenne, *peut se produire en tout point de l'œuf à la marge d'un massif macro-vitellin suffisant* (PENNERS et SCHLEIP, 1928). Dans l'œuf normal, il résulte de l'interaction entre le champ cortical et l'ensemble du matériel cyto-vitellin profond, constituant un gradient complexe, à étages. L'expérience de VINTEMBERGER (1936) est essentielle à cet égard. Après inversion de l'œuf, il existe de même un complexe profond analogue, avec une zone de mélange intime entre grosses et moyennes plaquettes dont PASTEELS souligne l'importance; l'état de choses normal est imité de plus ou moins près, assez pour qu'une invagination plus ou moins active se produise plus ou moins vite.

8. Contrairement au cytoplasme macro-vitellin, qui n'agit qu'en fonction de sa masse, *le champ cortical possède une organisation définie.* Ceci ne signifie pas que le siège de la zone marginale dorsale soit déterminé, ni que le sens des mouvements gastruléens soit fixé. Il faut ici rappeler les deux degrés dans les possibilités de remaniement de l'œuf indivis: dans les rotations d'orientation, l'axe animal-végétatif reste inchangé, l'axe dorso-ventral est dévié à volonté; dans les inversions ou les centrifugations, les deux axes peuvent être déplacés en tout sens. Cependant, une relation se maintient entre l'état antérieur de l'œuf et le résultat de l'intervention: le morphochorésis débute plus tôt, et devient plus intense dans la zone marginale la plus proche du foyer primitif du champ cortical (PASTEELS, *l. c.*). Ainsi, ce champ reste stable dans ces conditions. Mais il existe deux moyens connus de le modifier: l'irradiation ultra-violette (BRANDES, 1941) et la ligature (D. et

Dollander, *l. c.*). Aucun des deux n'est cependant encore strictement contrôlable.

9. *Le champ morphogénétique mûrit au cours du clivage.* Il pourrait se faire que les prodromes du morphochorésis fussent déjà achevés dans l'œuf indivis. Divers arguments, à vrai dire tous indirects, plaident en faveur d'une évolution progressive. Dans l'œuf simplement activé, une immigration tardive du pigment cortical (Holtfreter, *l. c.*) mime vaguement une gastrulation, mais c'est très peu de chose. Au cours du clivage, nous croyons constater que la pellicule se mue graduellement en *coat*. La répartition de la basophilie change (cf. J. Brachet, 1948) et l'on discerne finalement une zone de basophilie maximale, à l'angle dorsal du blastocèle, qui représente l'ébauche préchordale (Pasteels, 1949). La nature biochimique des granules, évaluée d'après l'effet de leur inoculation dans l'œuf vierge, se modifie (J. Brachet, Shaver). Les prédispositions régionales, leurs susceptibilités à divers agents chimiques ou physiques, évoluent probablement aussi, mais les comparaisons précises sont techniquement difficiles.

10. *Le déclenchement du morphochorésis est une « action unitaire combinée »* (Lehmann, 1933). Y interviennent : la constitution acquise par la zone marginale dorsale, notamment le mélange intime de grosses et petites plaquettes et autres éléments interstitiels (Pasteels), une concentration maximale des acides ribonucléiques (J. Brachet), les facteurs nucléaires (Baltzer, J. Brachet, Hovasse 1936), l'arrangement macromoléculaire du cytoplasme (Holtfreter), des conditions plus générales, notamment propriétés différentielles du *coat* (Holtfreter) et les relations les de compétition (Dalcq, 1947 *a*; D. et Huang, 1948).

Il est remarquable que, dans la blastula et la gastrula, une lèvre blastoporale entièrement nouvelle peut encore être suscitée par la ligature frontale. L'analyse montre néanmoins que c'est là un effet combiné du traumatisme et du reploiement de la zone marginale, dont l'activité reste prépondérante (D. et Huang, *l. c.*).

11. *Au début du morphochorésis, lors de l'apparition de la lèvre blastoporale, la zone marginale est encore un ensemble continu et gradué sans démarcation qualitative radicale.*

Cette thèse s'appuie sur les divers exemples de mutation entre

les parties céphalo- et notogènes, dans le déplissement de jeunes lèvres blastoporales (Pasteels, *l. c.*), les dégradations de potentiel par l'action du Li (Lehmann, 1938, Pasteels) ou la centrifugation (Pasteels), les dégradations et élévations de potentiel à la suite de greffes de fragments médians (D. et Lallier, 1948) ou latéraux (D. et Minganti, 1949) de la z. m. d. Mais au cours de la gastrulation, des spécialisations régionales s'installent. La plus précoce est celle de la plaque préchordale, annoncée, on l'a vu, par des synthèses ribonucléiques plus intenses, très nettes, mais non déterminantes en elles-mêmes. La notion de compétence est des plus utiles dans le cours normal des événements, surtout au point de vue de l'induction. Si l'on englobe les données expérimentales, on doit reconnaître qu'elle ne répond à aucune distinction foncière. Les différences entre les divers territoires sont, au départ et encore assez loin dans le cours du morphochorésis, d'ordre quantitatif et se traduisent le mieux en termes de *potentiel morphogénétique* (D. et Pasteels, 1937).

12. *La morphochorésis conduit parallèlement à l'établissement des discontinuités d'ébauches et à l'éveil des fonctions inductrices.*

On n'a pas, jusqu'ici, mis en évidence l'induction avant tout début de cinématique, notamment pas dans les accollements de moitiés homonymes de blastula ou de jeune gastrula (confirmation de Weber, 1928). On peut actuellement admettre deux variétés d'induction ; à distance et par contact. Les premières sont perceptibles dans les tératomes de centrifugation (Pasteels, *l. c.*) et dans les greffes de matériel marginal (D. et Minganti, *l. c.*). Elles sont dues à un champ de diffusion comparable à l'acrasine de Bonner (1947). Les secondes peuvent également être dissociées selon qu'elles se produisent au sein d'un même feuillet ou entre deux feuillets. Les inductions intradermiques ont un rôle discret dans le développement normal, sauf au niveau du tractus urinaire (cf. Van Geertruyden, 1946) ; mais à travers leur jeu, si important dans les expériences, on aperçoit leur action latente, stabilisatrice, dans l'ontogénèse normale. Quant aux inductions interdermiques, et notamment l'induction neurogène, elles éclairent encore la physiologie du complexe inducteur en ce sens qu'elles sont fonction de la durée du contact (Gallera, 1947 ; Damas, 1947), de la taille de l'ébauche inductrice (D. 1947 *b*), de l'âge relatif de

l'inducteur et du réacteur (Waddington, 1936), de la réalisation effective du travail cinématique (Töndury, 1948, D. et Lallier, *l. c.*). L'ensemble de ces données suggère une parenté étroite entre les substances responsables du potentiel intrinsèque et du flux inducteur, notion en bonne harmonie avec les travaux de J. Brachet sur la nature biochimique du processus évocateur.

13. *Conclusion.* Ces diverses propositions, toutes indispensables à la compréhension du complexe inducteur des Amphibiens, forment une chaîne logiquement coordonnée. Dans son état accompli, celui-ci est le siège de l'élaboration graduée des substances morphogénétiquement actives qui ont cessé d'être liées au protoplasme. Le système est en progression continue mais la stabilité des conditions de champ est due aux membranes et à la compétition biochimique. Le réglage de ce régime par ces relations est tel que, s'il est perturbé, la pente des potentiels tend à se rétablir automatiquement. C'est l'enseignement capital des diverses modalités de la régulation.

II. Prochordés.

Sans perdre de vue les importantes données concernant l'Amphioxus (Conklin, 1933) nous relèverons chez les Ascidies les points suivants :

L'œuf vierge et mûr présente des indices cytologiques de symétrie bilatérale confirmés par les mérogonies (D., 1938). La déformation précoce de l'œuf fécondé (Vandebroek, 1937) semble traduire cette même symétrie et indiquer sa localisation dans la pellicule.

Les mouvements du pigment jaune paraissent ordonnés par cette organisation générale ; ils en intensifient secondairement l'expression.

La zone marginale, ourlant le tracé blastoporal, est, par la présence du plasme jaune, nettement subdivisée en deux parties respectivement génératrices de la chorde et du mésoblaste ; elle ne paraît être le siège que d'un morphochorésis intrinsèque.

Les propriétés évocatrices de la plaque neurale sont localisées dans les macromères (M. Rose, 1939 ; Reverberi, 1948 ; Vandebroek, 1948). D'après ce dernier auteur, elles se concentrent précocement dans certains blastomères à destinée entoblastique.

Quoi qu'il en soit de cette localisation, les mérogonies et les fusions de germes (v. UBISCH, 1938, FAUTREZ, 1940) indiquent que des matériaux tout différents peuvent reconstituer ce complexe inducteur. D'une manière plus générale, la restitution des décréments de potentiel morphogénétique doit être admise ici comme pour les Amphibiens.

III. Téléostéens.

Ce sont les seuls Anamniotes autres que les Amphibiens chez lesquels nous ayons des informations sur la genèse de leur zone marginale, qui se confond avec leur complexe inducteur.

Peu éclairés au point de vue cortical, bien que l'existence d'un *coat* unifiant soit établie (DEVILLERS, 1948; TRINKAUS, 1948) nous avons diverses preuves de la contribution de matériaux d'origine vitelline; le film de *Brachydanio* (W. H. LEWIS et ROOSEN-RUNGE, 1939); les isolements de blastodisques à divers stades et chez diverses espèces (OPPENHEIMER, 1936; DEVILLERS, 1947) qui montrent que l'apport est souvent indispensable, parfois pas (sans doute parce que déjà survenu plus tôt); les sections latitudinales étagées à divers niveaux et à des stades successifs, chez le Poisson rouge (TUNG et coll. 1945) qui font ressortir la durée et l'importance morphogénétique du processus.

S'il est vrai, comme l'indiquent les Amphibiens, que l'élaboration du champ morphogénétique des Anamniotes exige la collaboration d'un dispositif cortical et de matériaux cytovitellins, la forte séparation établie, chez les Téléostéens, entre le cytoplasme pur et la masse deutoplasmique doit entraîner la production de ce flux vitellin auquel nous assistons effectivement.

IV. Sauropsidés.

Des présomptions importantes peuvent être déduites ici d'une étude comparative du morphochorésis, en partant du report de la zone marginale à l'intérieur du blastodisque (cf. D. 1941). Nous n'avons de données expérimentales que chez les Oiseaux. Un nouveau foyer de morphochorésis, une ligne primitive, peut y être suscité de diverses manières: un contact anormal entre entophylle et ectophylle (WADDINGTON, 1932), sans qu'il apparaisse si une

telle relation joue normalement; des lésions diverses (TWIESSELMANN, 1938, WOLFF et LUTZ, 1947). L'analyse causale de ces résultats est encore trop peu avancée pour éclairer notre problème. Il est frappant que le morphochorésis peut être provoqué en tout point de l'*area pellucida*, qu'il peut présenter, selon les endroits, des différences d'activité, que sa cinématique peut être tantôt conforme à la polarité (c'est-à-dire *orientée du bord du blastodisque vers son centre*) ou inversée, autant d'analogies avec les Amphibiens.

V. MAMMIFÈRES MONOTRÈMES.

De ce matériel peu accessible, on sait cependant, d'après les documents de FLYNN et HILL (1939) que l'oocyte jeune présente (point non consigné par les auteurs mais apparent sur leurs figures) une symétrisation précoce; que celle-ci est effacée par la vitellogénèse (similitude avec les Amphibiens); qu'elle redevient évidente à la copulation des pronuclei. Mais on n'a ainsi que les préliminaires des prodromes.

VI. MAMMIFÈRES PLACENTAIRES.

Les notions classiques ont jusqu'à présent ignoré le problème qui nous occupe. L'hypothèse de travail qui nous a guidé pour l'aborder n'est pas sans intérêt. D'après l'ensemble des indications ci-dessus, nous avons présumé que le matériel de la plaque didermique où se déclenche le morphochorésis, sous l'aspect de la ligne primitive, devait avoir une origine corticale et être en relation avec les activités ribonucléiques. Cette double idée directrice nous a permis de suivre l'organisation symétrique bilatérale depuis l'oocyte ovarien assez jeune jusqu'à la ligne primitive (D. et SEATON-JONES, 1949). L'étude de la basophilie vraie, avec ses trois modalités cytologiques successives, apparaît comme le fil d'Ariane qui relie cette morphogénèse à celle de l'ensemble du Phylum. Dans ces œufs où, à notre avis, toute vitellogénèse vraie a été abandonnée, il n'y a plus d'indice apparent d'interaction entre le cortex et la profondeur. La morphogénèse résulte *directement* de la gradation dans les activités de synthèse du protoplasme et de leurs conséquences cinématiques et dynamiques. Les prodromes du morphochorésis apparaissent épurés.

VII. Conclusion.

Nos connaissances sur la genèse du complexe inducteur chez les Chordés présentent encore des lacunes considérables, tant en étendue qu'en profondeur. Telles quelles, elles ne sont pas discordantes. On peut donc poursuivre fructueusement l'exploration selon les voies déjà tracées.

Un point essentiel serait d'élaborer une représentation, à l'échelle macromoléculaire, de l'organisation de l'oocyte jeune. L'intéressante suggestion faite par R.-G. Harrison (1945) est malheureusement insuffisante, car elle ne concerne que la polarité. Or, selon toute probabilité, l'oocyte est d'emblée à la fois polarisé et symétrisé. D'autre part, il semble bien que le but vers lequel tendent les prodromes du morphochorésis est la réalisation de différences effectives dans l'intensité des synthèses protoplasmiques à un même niveau latitudinal. La richesse relative en complexes ribonucléiques est le moyen de cette réussite. Dans les œufs chargés de vitellus, celui-ci y contribue de façon certaine, dont les biochimistes entrevoient d'ailleurs l'explication (apport des bases puriques nécessaires aux nucléotides ? enzymes associées ?); on assiste alors aux modalités, variées et complexes, des interactions entre le cortex et le matériel cytovitellin; mais ce n'est là, vraisemblablement, qu'un détour lié à l'intégration de certains métabolites dans le vitellus. Dans les œufs qui ont le privilège d'assimiler les aliments tout élaborés du plasma maternel, ce détour est évité, les synthèses ribonucléiques s'amorcent d'emblée.

Ce rôle toujours plus évident des acides nucléiques ne fait qu'accroître l'importance de tout progrès relatif aux contributions d'origine nucléaire. C'est cependant, à notre sens, une position injustifiée que d'attribuer aux gènes des interventions d'ordre décisif, dirigeant les événements dans le cytoplasme. A nos yeux, les deux phases du protoplasme sont également importantes, également complexes, également interdépendantes. Il faut garder le souci de les mettre sur le même plan.

TRAVAUX CITÉS

ANCEL, P. et VINTEMBERGER, P. 1932. C. R. S. Biol., *111*, 43—45 — ANCEL, P. et VINTEMBERGER, P. 1948. Bull. Biol. Fr. et Belg. suppl. *31*, 1-182. — BOELL, E. J. 1948. Ann. of the N. Y. Ac. of Sc. *49*, 773-800. — BONNER. 1947. J. exp. Zool. *106*, 1-26. — BRACHET, A. 1911. Arch. Biol. *26*, 337-363. — BRACHET, J. 1947. Experientia, *3*, 8. — BRACHET, J. 1948. C. R. S. Biol. *142*, 1241-1254. — BRANDES, J. 1941. Arch. Biol., *53*, 149-206. — CONKLIN, E. G. 1933. J. exp. Zool. *64*, nº 2, 303-375. — DALCQ, A. et PASTEELS, J. 1937. Arch. Biol., *48*, 669-710. — DALCQ, A. 1938. Arch. Biol., *49*, 397-568. — DALCQ, A. 1941. *L'œuf et son dynamisme organisateur.* Coll. « Sciences d'aujourd'hui, Paris, Alb. Michel, édit., 580 p., 129 fig. — DALCQ, A. 1947. Proc. 6th Inter. Congr. of exp. Research, 1949, suplt 1, 483-496. — DALCQ, A. 1947. 6th Growth Symposium, 86-119. — DALCQ, A. et LALLIER, R. 1948. Arch. de Biol., *49*, 267-377. — DALCQ, A. et HUANG, A. C. 1948. Ctes Rdus Sté Biol., *142*, 1312-1319. — DALCQ, A. et DOLLANDER, A. 1948. C. R. S. Biol., *142*, 1307-1312. — DALCQ, A. et MINGANTI, A. 1949. Bull. Ac. Roy. Belg., *35*, 258-262. — DALCQ, A. 1949. 129e Réun. Soc. helv. Sc. Nat. (sous presse). — DALCQ, A. et SEATON-JONES, A. 1949. Bull. Cl. Sc. Ac. Roy. de Belg., 5e sér., *35*, 500-511. — DAMAS, H. 1947. Arch. Biol., *58*, 15-57. — DEVILLERS, Ch. 1947. Experientia, *3*, 71-74. — DEVILLERS, Ch. 1948. Ann. Soc. centrale d'Hydrobiologie, *2*, 229-249. — FANKHAUSER, G. 1930. Arch. f. Entw. Mech., *122*, 671-735. — FAUTREZ, J. 1940. Bull. Cl. Sc., Ac. Roy. Belg., 5e sér., *26*, 144-153. — FLYNN, T. T. and HILL, J. P. 1939. Tr. Zool. Soc., *24*, 445-588. — GALLERA, J. 1947. Arch. Biol., *58*, 221-264. — HARRISON, R. G. 1945. Trans. Conn. Ac., *36*, 277-330. — HOVASSE, M. R. 1936. C. R. Ac. Sc., *202*, 1206. — LEHMANN, F. E. 1933. Biol. Zentr., *53*, 9/10, 471-496. — LEHMANN, F. E. 1938. Arch. Entw. mech., *138*, 106-159. — MOTOMURA, I. 1935. Sc. Rep. Tohoku, imp. Univ. Sendai, *10*, 211-245. — OPPENHEIMER, J. M. 1936. J. exp. Zool., *72*, 247-271. — PASTEELS, J. 1938. Arch. Biol., *49*, 629-667. — PASTEELS, J. 1940. Arch. Biol., *51*, 336-386. — PASTEELS, J. 1946. Acta anatomica, *2*, 1-16. — PASTEELS, J. 1949. Arch. Biol., *60*, 235-250. — PENNERS, A. u. SCHLEIP, W. 1928. Z. Wiss. Zool., *1-4*, 305-454; *5-6*, 1-154. — REVERBERI, G. 1948. Fol. bioth., *3*, 60-82. — ROOSEN-RUNGE, Edw. C. 1939. J. exp. Zool., *74*, 349-355. — ROSE, S. M. 1939. Biol. Bull., *77*, 216-232. — TÖNDURY, G. 1948. Acta anat., *4*, 317-392. — TRINKAUS, J. P. 1948. Biol. Bull., *95*, 271. — TUNG TI-Chow, CHANG Chih-Ye, TUNG, Yu-F. Y. 1945. Proc. Zool. Soc., *115*, 175-188. — TWIESSELMANN, F. 1938. Arch. Biol., *49*, 285-367. — v. UBISCH, L. 1938. Arch. f. Entw. Mech., *138*, 18-37. — VANDEBROEK, G. 1937. Arch. f. exp. Zellf., *19*, 411-419. — VANDEBROEK, G. 1948. 13e Congrès Int. Zool. (sous presse). — VAN GEERTRUYDEN, J. 1946. Arch. de Biol., *57*, 145-181. — VINTEMBERGER, P. 1936. C. R. Soc. Biol., *122*, 927. — WADDINGTON, C. H. 1932. Phil. Trans.

of the Roy. Soc. of London, *221*, 179-230. — Waddington, C. H. 1936. J. exp. Biol., *13*, 75-94. — Weber, H. 1928. Arch. f. Entw. Mech., *113*, 669-704. — Wolff, E. et Lutz, H. 1947. C. R. Acad. Sc., *224*, 1301-1302. — Wolff, E. 1948. Comptes rendus Soc. Biol., *142*, 1282-1306.

DISCUSSION

Waddington:

It is remarkable that the first indications of structure (bilaterality etc.) are very much more vague and indefinite than the embryonic form which will eventually develop. We must admit that the various regions of the germ have an autonomous capacity for individuation, i. e. to arrange their internal structure into a more and more orderly pattern. (Cf. as a purely formal analogy, the process of cristallisation within a glassy or liquid mass.)

In different eggs, the length of the sequence of processes between fertilisation and gastrulation is different. Possibly in those, such as the birds, in which gastrulation takes place late, the interaction between the surface and the interior of the egg, to which Dalcq has drawn attention, is less decisive for the future morphogenesis. It may also be significant that many of the eggs in which gastrulation takes place early, have strong developed regional differences in their cytoplasm. (Cf. Ascidians.)

The pellicle of the amphibian egg is very prone to movement. It undergoes such movements not only at activation, but also in the segmentation divisions. Why, if such great importance is attached to the activation movement, should we find no indication of any important consequences of the later movements ? Is the former a movement relative to the inner cytoplasm, while in the latter the inner parts move together with the outer surface ?

Dalcq:

a) Il est certain que les éléments d'organisation reconnaissables dans l'œuf ne sont qu'une esquisse un peu vague et que les événements ultérieurs traduisent une tendance interne à l'établissement d'un ordre plus défini. C'est là une remarque si générale qu'elle dépasse le cadre de mon rapport. *b*) J'admets aussi l'intérêt des remarques sur la durée variable de la phase de prodromes chez les divers groupes de Vertébrés. Il est à noter que, chez les Mammifères placentaires, la cinématique débute en fait dès que l'œuf a plus de seize blastomères (cf. D. et Seaton, 1949), mais le clivage lui-même est étonnamment long, eu égard à la température. *c*) Les mouvements du pigment cortical au cours du clivage, chez les Amphibiens, font actuellement l'objet d'un mémoire de A. Dol-

LANDER (Nancy). S'il est vrai qu'ils présentent des variations d'intensité, ils ont aussi des aspects constants, d'un vif intérêt pour les activités de la pellicule.

WEISS:

Congratulations to Mr. DALCQ and his school for carrying the description of the precise happenings in the organization of the egg ever further. The role of the organization of the cortex seems well established. Differences in size of yolk platelets, in concentration of pigment, etc. I should rather view as indicators of underlying protoplasmic differences than as significant in themselves. Asymmetric movements of cortex must be indicative of prior asymmetries in egg surface. Mechanisms of plasmatic movements are still unknown. There is no valid theory of chemotaxis although the facts seem urgently to call for one. The possibility ought to be considered that continuous ultrafibrillar networks by their distortion in consequence of local chemical action furnish orienting clues to amoeboid bodies, whether cells or particulates inside of cells. The transition from quantitative to qualitative chemical differentiation in the egg surface could be explained by " molecular ecology ", in that differences in local conditions could lead to the accumulation, and henceforth to the further elaboration, of entirely different portions of the molecular and particulate population of the egg, in other words, chemical and morphological divergence.

DALCQ:

a) Je crois pouvoir dire que dans mon effort pour exprimer l'organisation primordiale des divers types d'œufs, je reste respectueux du principe d'économie des hypothèses. Mon interprétation se base avant tout sur les données macro- et microscopiques et ne les dépasse que là où elles s'avèrent insuffisantes.

b) Voir dans les dispositions qu'affecte le vitellus un simple indicateur d'activités proprement cytoplasmiques ne me paraît pas suffisant. Bien entendu, le vitellus n'agit qu'en interaction avec le cytoplasme où il baigne, et c'est pourquoi j'envisage le plus souvent des conditions « cyto-vitellines ». Mais l'ensemble des données permet de penser que les variables efficientes sont dans les plaquettes, et non dans le cytoplasme. Le fait que le vitellus n'est pas d'origine et d'aspect uniforme, comme le montre l'oogénèse, suggère des différences constitutives. Par exemple, les grosses plaquettes sont les plus vieilles, les plus mûres, et contiennent probablement des éléments qui manquent aux moyennes et aux petites. Il faut souhaiter des précisions d'ordre cyto- et biochimique.

c) Je crois devoir souligner encore la coexistence précoce de la polarité et de l'organisation symétrique bilatérale. Elle pose un difficile problème quant à la nature des forces qui établissent un tel système.

On pourrait envisager que les constituants rejetés d'un côté de l'axe soient d'une part doués d'une certaine cohésion et d'autre part maintenus, par d'autres forces, à une certaine distance des deux pôles. Le croissant jaune des Ascidies serait probablement favorable à l'étude de ces conditions importantes.

d) Je crois à la pertinence du rapprochement entre l'acrasine (J. T. Bonner) des Myxomycètes et les facteurs qui, chez les Amphibiens, orientent certaines migrations cellulaires, d'ordre expérimental. Que l'on se représente mal cette situation, la manière dont ce gradient imprègne toute une nappe de cellules, est une raison de plus pour y être attentif.

e) Le problème du passage entre le stade des différences purement quantitatives et celui des différences qualitatives a depuis longtemps retenu toute mon attention. Je ne vois d'autre solution qu'un accrochage différentiel à un moment donné, avec des constituants nucléaires.

Brøndsted:

Your investigations on the very first beginning of the development of the oocyte are extremely useful and of very great significance for our understanding of the starting of the pattern of polarity. Perhaps it might be possible to extend the findings of Monné of the sea-urchin egg: the extending of the double-breaking substance from the cortex into the interior of the egg, to amphibian and other eggs; perhaps electron-microscopy might be applicable.

Dalcq:

Les suggestions du collègue Brøndsted me paraissent très intéressantes.

Lehmann:

Die Arbeiten von Dalcq und seinen Mitarbeitern haben die Bedeutung der Eiorganisation für die Entwicklungsphysiologie klar gemacht. Zu der von Weiss angetönten Frage der Plasmabewegungen: Holtfreter zeigte, dass auch Verlagerungen im sich nicht entwikkelnden Ei vorgehen. Als Grundlage kommt auch bei Amphibien wie bei *Tubifex* als Kontinuum ein plasmatisches Grundnetz in Frage.

Dalcq:

Il y a probablement des intermédiaires entre les plasmes vrais des Invertébrés et les constituants symétrisants des Vertébrés. Que les plasmes prennent l'aspect de populations de granules, de coulées de biosomes est intéressant à ce point de vue.

Devillers:

A la surface de l'œuf de *Truite* se manifestent les propriétés caractéristiques d'un « coat », mais il n'a pas été jusqu'ici possible de mettre en évidence, cytologiquement, l'existence d'une différenciation même aux stades cellulaires où chez l'Amphibien une supermembrane est bien visible et distincte de la paroi des blastomères.

Quoiqu'il en soit de ces éventuelles différences de structure il se manifeste, au cours du développement du Poisson, d'importants mouvements de la couche superficielle de l'œuf. L'activation qui entraîne la concentration du protoplasme à la partie supérieure de l'œuf doit être provoquée par des mouvements superficiels qui peuvent être bloqués (réversiblement ou irréversiblement ?) par les solutions de détergents ou des solutions hypertoniques.

L'épibolie, où intervient une contraction du périblaste, peut ainsi être arrêtée de façon réversible par les mêmes solutions qui paraissent aussi agir sur les mouvements morphogénétiques des Amphibiens.

Il serait intéressant de préciser l'histoire du « coat » au moment de la cytodiérèse. Participe-t-il ou non à la formation des cloisons intercellulaires ? S'il participe à cette édification il doit modifier ses propriétés, particulièrement celles concernant l'adhésivité.

Dalcq:

Aux premiers stades de l'œuf d'Amphibien, il est, comme chez la Truite, difficile de mettre en évidence un *coat* cytologiquement distinct. Nous admettons (D. et Dollander, 1948) qu'il se confond avec la couche la plus superficielle de la pellicule.

Nieuwkoop:

Die Gastrulation von *Xenopus* zeigt, dass die Einrollung des inneren Mesoderms ein autonomer Prozess ist, welcher nicht direkt mit der Invagination des Urdarms verknüpft ist. Die Invagination des Urdarms ist ein Prozess der Oberflächenzellenschicht (coat oder äussere Zellschicht). Die Induktion des Neuralsystems erfolgt von Seiten des eingerollten Mesoderms und nicht vom invaginierten Urdarm. Die Wechselwirkungen des kortikalen Plasmas und des inneren Materials müssen für die Gastrulation noch genauer untersucht werden.

Dalcq:

La gastrulation spéciale du Xénope, qui intéresserait surtout le matériel profond en respectant d'abord une sorte de gaîne épithéliale continue est un fait dont je souhaiterais avoir confirmation par des marques colorées.



NEURAL COMPETENCE AND NEURAL FIELDS

by

P. D. Nieuwkoop [1].

Development of neural competence.

First let me give you a definition of neural competence. Competence does not mean a *differentiation tendency* (Raven, 1938), but only the *ability* to perform a certain differentiation. It therefore represents only a *reactive power.* Stimulating or directing influences from other parts of the embryo or from the exterior medium are necessary for its transfer from the level of reactive power to that of real differentiation tendency. According to this definition of competence, *neural competence represents the ability to perform a neural differentiation after stimulation.*

We know from Spemann and his school (Spemann, 1936) that the whole presumptive ectoderm of a young gastrula has neural competence. Holtfreter (1938 *b* and *c*), studying the spatial distribution of differentiation tendencies in the early gastrula by means of the explantation technique, has shown that the spatial distribution of epidermal and neural competence is not restricted to the whole presumptive ectoderm only, but extends also with decreasing intensity over the whole marginal zone and even over a part of the vegetative field, especially the cephalic entoderm. These and many other experiments demonstrate that the spatial distribution of neural competence is exactly the same as that of epidermal competence.

All parts of the egg, which have neural and epidermal competences, contain also other competences. Outside the field of presumptive ectoderm the epidermal and neural competences are, however, strongly overshadowed by other inherent competences

[1] Hubrecht Laboratorium, Utrecht.

and differentiation tendencies in normal development. Under experimental conditions they do, however, sometimes become manifest.

The constant development of a sharply-circumscribed part of the animal half of the young embryo into neural tissue has given rise to the opinion that a part of the ectoderm might be predetermined to neural differentiation by having a higher neural competence than other parts of the presumptive ectoderm. Goertller (1925-'27) defended this opinion, and Barth (1941) still supposed that neural differentiation could become manifest in explants of presumptive neural material when they were allowed to curl in the direction in which they would have been folded up in normal development. Presumptive epidermal explants might also perform neural differentiation after favourable curling, but in a smaller number of cases. Holtfreter (1933 and 1944) repeated the experiments of both authors, but could not trace any predisposition towards neural competence in the presumptive neural area. We must therefore conclude that neural competence and epidermal competence are equably distributed in the animal half of the young gastrula and that both decrease equally in a vegetative direction in the marginal zone.

Pasteels (1947), who provoked neural and other differentiations in presumptive ectoderm by centrifugation at various stages of development, found a first appearance of neural and mesodermal competence in presumptive ectoderm at a young blastula stage. This sensitivity increased at older stages, reached its maximum at the early gastrula stage and decreased sharply at a gastrula stage with small sickle-shaped blastopore. At that stage development seemed to have reached a stage at which under these conditions in vivo epidermal and neural differentiation tendencies can only be realized in the presumptive epidermal and neural fields respectively. Holtfreter (1938) implanted young gastrula ectoderm in an inducing environment of neurulae and older stages, after having reared the implants for a shorter or longer period in normal salt solutions. These experiments showed that neural competence decreases after a certain absolute age of the implant. The critical age, at which complex neural formations can no longer be induced, coincided with the end of gastrulation. [In " vivo " (Pasteels,

1947) this age may be reached at a somewhat earlier stage by increase of other competences.] *Neural competence is therefore a time-dependent process.* LILLIE (1929) already turned attention to this character of competence and to its rôle in the process of segregation.

It is a very interesting fact that the character of neural competence also changes in the course of development. HOLTFRETER (1938) showed that, after an initial phase, in which complex neural formations can be easily induced, these primary inductions gradually decrease in number and size and more secondary formations like ganglion cells, mesenchyme, chromatophores (differentiations of neural crest origin), and ear vesicles appear. Parallel to this development of more lateral and more secondary neural differentiations a greater part of the implant differentiated into epidermis. After a too lengthy isolation of presumptive ectoderm it also loses its ability to differentiate into characteristic epidermis. PASTEELS (1947) also found a quantitative and qualitative change in the complex formations evoked after centrifugation of the presumptive ectoderm. Whereas at blastula stages both neural and mesodermal formations are mingled in these teratomata, the mesodermal differentiations decrease rapidly at older stages, while at the same time complex neural differentiations gave way to more secondary formations such as ganglion cells, dorsal fin and ear vesicles.

The appearance of neural competence at the blastula stage, its further development during gastrulation and its disappearance at the end of the gastrulation process must therefore be understood as *an inherent ripening and aging process, during which its character also gradually changes from competence for complex neural formations to that for special organs systems (secondary formations), organ systems, which are induced in normal development also at corresponding later stages.*

WOODSIDE (1937) found a similar course of development of neural competence in the chick embryo.[1]

[1] Here there are some indications that neural competence lingers longer in anterior regions of the blastoderm than in posterior. Whether a time-difference exists between cranial and caudal parts of the ectoderm also in the development of neural competence must, however, be investigated more thoroughly.

Transformation of neural competence into neural differentiation.

The transformation from neural and epidermal competence into the corresponding differentiation tendencies can best be understood as two divergent pathways in the same developmental process. External influences can determine the alternative between development in neural and epidermal direction. Holtfreter (1945) showed for instance that explants from early gastrulae of *Amblystoma punctatum* or *Triturus* could become epidermal or neural by changing the pH of the salt solution. High and low pH's gave rise to neuralization, neutral pH to epidermization. Up to a certain age presumptive epidermis can still be pushed into the direction of neural differentiation. Reciprocally, presumptive brain material of an old gastrula can differentiate in vitro for the greater part into epidermis (Holtfreter, 1938). In the first, labile phase both differentiations can still be changed from one into the other.

The experiments of Holtfreter (1944 and 1945) on the influence of salt solutions on epidermal or neural differentiation of the presumptive ectoderm as well as the centrifugation experiments of Pasteels (1947) demonstrate very clearly that completely non-specific physical or chemical influences can evoke neural differentiation. We must therefore conclude that *the presumptive ectoderm contains all the factors necessary for this neural differentiation.* Probably they are partly in an inactive or blocked form. Chemical or mechanical weakening or disturbance of the structure of the cell can evidently liberate or activate these factors. *The transformation of neural competence into neural differentiation seems to be a very small step; both are closely related to each other.* In this respect I will call attention to Waddington's concept of evocation (1936) indicating that the transformation from neural competence into neural differentiation is only a general unspecific stimulation, a process which is followed by the more specific regional process of individuation.

Origin of neural field.

In normal development the spatial extention of the neural differentiation is rather sharply circumscribed. To the front and lateral sides the outer edge of the neural folds form the sharp

border-line to the neural differentiation. To the caudal side it passes, however, more or less gradually into the tail mesoderm (Bijtel, 1936).

The neural differentiation is not a homogeneous one. Besides the primary subdivision into neural plate and neural folds there are also regional differences in medio-lateral and cranio-caudal direction. E. g. the differentiation tendencies of parts of the cranial half of the neural plate are of cephalic character, whereas those of the caudal half show truncal character (Gallera, 1947 and Damas, 1947).

Starting from these basic characters of the neural differentiation I will give the following short definition of neural field: *A neural field is a spatially-limited and regionally-structured area with neural differentiation tendencies.* This definition is rather superficial. It may, however, be better to start from this basal level and to deepen gradually the concept of neural field after having discussed critically its various aspects.

What is the origin of this regional structure and spatial limitation ? This very complicated problem needs further analysis before we can attempt to answer it.

In the course of development the neural differentiation shows a more and more complicated structure. In dorso-ventral direction we find the primary differentiation into neural plate and neural folds, the latter forming the most lateral differentiation of the nervous system. In the neural plate we can distinguish a medial strip, forming the bottom of the neural tube, the lateral cell-masses, and probably a third, still more lateral strip, giving rise to the roof of the neural tube. On the other hand, in cranio-caudal direction a much finer subdivision exists. The brain and also the spinal cord is built up of a large number of segments. There are indications that this number of segments is much higher even than the number of brain parts ordinarily distinguished. I have called these basal structures the " primary " structures of the central nervous system, as they are always formed, whereas to the more labile structures such as eyes, infundibulum, etc., I have given the name " secondary " structures (Nieuwkoop, 1947).

We must also call attention to the development of these structures in time. The first appearance of neural differentiation takes

place in the cranial part of the future plate, especially in the mid-line, where the cells are arranged as a single layer of cylindrical cells —in anurans only in the deeper layer of the ectoderm (NIEUWKOOP and FLORSCHÜTZ, 1949). This process of structuring rapidly extends in lateral and caudal directions. The neural folds, the most lateral differentiation, are recognizable only at a rather late stage, when the neural plate becomes gradually visible from the exterior. We see then that a time-gradient also plays a rôle in the normal development of the nervous system. Considering the development of the underlying archenteron roof we observe that the differentiation begins also in its cranial part and extends in caudal and lateral directions.

The exogastrulation experiments of HOLTFRETER (1933) demonstrated very clearly that under otherwise normal conditions the ectoderm is incapable of neural differentiation in the absence of any direct contact with the archenteron roof. We know moreover from the work of SPEMANN and co-workers, summarized in his book of 1936 that the neural plate arises after a short direct contact with the underlying archenteron roof. It is therefore obvious to suppose that the regional pattern of the neural differentiation is transferred from the archenteron roof to the overlying ectoderm. Moreover the spatial development *in time* of archenteron roof and neural plate coincide very well.

The situation is however much more complicated. In the first place the primary regional differentiation of archenteron roof and neural plate does not correspond *in space.* This holds for the cranio-caudal as well as for the medio-lateral regionalities. E. g. the border-line between prechordal and chordal plate does not correspond with the borderline between arch- und deuterencephalon, but lies at some distance from it (ADELMANN, 1932 and LEHMANN, 1942), and the lateral borders of notochord and myotomes do not correspond with special borders in the neural plate. Reciprocally, the lateral and cranial borders of neural plate and neural folds have no direct relations with special structures in the underlying archenteron roof.

In the second place, the ectoderm itself can form a regionally-structured brain without any influence of the archenteron roof. In some cases CHUANG (1939 and 1940) obtained rather well-differentiated, regionally-structured neural formations in explants

of presumptive ectoderm after an inductive action by homogeneous liver tissue. HOLTFRETER (1944) observed the formation of brain-like structures in explants of presumptive ectoderm after exposure to various salt solutions. A very remarkable fact in this last-mentioned experiment was the formation of head structures only from every region of the presumptive gastrula ectoderm. Spinal cord and hind brain-like structures including ear vesibles were always absent, while neural crest structures were relatively rare.

From all these facts we have to conclude that *the development of the pattern of the nervous system is not only a transmission of the original pattern of the archenteron roof to the overlying ectoderm, but that there are also quite other factors, factors inherent to the reaction system, which play a rôle in this process.*

We will first try to analyse the character of the influence of the archenteron roof on the presumptive ectoderm and afterwards the intrinsic factors in the ectoderm itself. (Cf. Chapter: Organisation and segregation of the neural field, p. 33.)

About the influence of the archenteron roof opinions diverge vary much. On the one hand purely quantitative differences in the inductive agency are said to be responsible for the regional structure of the central nervous system (DALCQ and PASTEELS, 1938-1940, BRACHET, 1940), on the other hand a mosaic of several qualitatively different substances is said to induce the pattern in the overlying ectoderm (TOIVONEN, 1940, CHUANG, 1939 and 1940, LEHMANN, 1942). Further investigations have however already brought these conflicting opinions nearer to each other.

It seems best once again to analyse the problem in question somewhat more extensively before trying to synthesize the known facts.

There are more or less important differences between the dorso-ventral and the cranio-caudal regionalities in the archenteron roof as well as in the neural plate.

RAVEN and KLOOS (1945) found only quantitative differences in the inductive action of *medial* and more *lateral* parts of the invaginated archenteron roof. DAMAS (1947) and GALLERA (1947) found also only quantitative differences in the differentiation tendencies of medial and lateral parts of the presumptive neural

plate after interruption of the inductive action of the archenteron roof in an early phase.

LEHMANN (1938) and PASTEELS (1945) observed a gradual reduction of the central nervous system in *medio-lateral* direction after treatment of gastrula stages with LiCl. First the median parts fall out and are replaced by more lateral differentiations, etc. As YAMADA (1938) demonstrated that the differentiation of notochord, somites, nephrogeneous tissue and blood islands is based on quantitative differences in a dorso-ventral gradient field in the mesoderm, the Li ion seems to reduce this medio-lateral gradient field. The power of regulation in the archenteron roof, which is rather high in medio-lateral direction, also points to quantitative differences between the various parts of the archenteron roof. A half of the dorsal blastoporal lip can regulate into a complete bilateral archenteron roof and can induce a complete nervous system. Unilateral defects in the neural plate can be regulated to a large extent by a shifting in its internal structure (DALTROP, 1933 and HARRISON, 1947).

Considering the cranio-caudal regionality in the archenteron roof and neural plate, we can establish that here the situation is certainly more complicated. There are arguments for quantitative as well as for qualitative differences in the inductive action along this axis. E. g. on the one hand, there also exists a power of regulation in the archenteron roof in the cranio-caudal direction, as local defects made in the dorsal blastoporal lip at a *young* gastrula stage can regulate more or less completely (LEHMANN, 1928 and MANGOLD, 1933). This regulation is however much more limited than in the dorso-ventral direction (TOIVONEN and NIEUWKOOP, unpublished). After removal of presumptive brain segments such a defect in the neural plate can also be regulated to a high degree, mostly by more caudal material (DALTROP, 1933).

In contradistinction to LEHMANN (1938), PASTEELS (1945) found a gradual cranio-caudal reduction of the central nervous system after treatment of the amphibian gastrula with increasing concentrations of LiCl. Starting with a reduction of the telencephalon, more and more segments of the brain fell out until finally completely acephalic embryos were formed. Although this reduction points to quantitative differences in the induction of the cranio-caudal regionality, the opinion that there is a lowering of a cranio-caudal

gradient having its highest value in the top of the archenteron roof meets serious difficulties. According to this opinion we should indeed expect that the highest differentiation would fall out first, but it should be replaced by the next lower one, in other words in the place of the telencephalon a diencephalon should be formed. Moreover, the lowest neural differentiation, the spinal cord, should also be reduced to a still lower level, which might be either epidermis or tail-mesoderm. We should therefore expect a shifting of the neural differentiation in cranial direction, instead of a reduction in caudal direction. A fact to which we must call attention in explaining this Li-influence, is the abnormal extension of the archenteron roof. After a strong Li-treatment the cranial part of the archenteron does not form a thin archenteric roof, but remains rather compact, which interfers with the normal induction.

On the other hand the induction of pure archencephalic or pure spino-caudal structures by different heterogeneous inductors (Toivonen, 1940 and Chuang, 1939 and 1940), the archencephalic and truncal character of the neural differentiations of cranial and caudal parts of the presumptive neural plate respectively after an early interruption of the normal induction (Gallera, 1947 and Damas, 1947), etc., point strongly to qualitative differences in the cranio-caudal regional induction. The opinion, therefore, that there exists a small number of already qualitatively different fields in the primary pattern transmitted from the archenteron roof to the overlying ectoderm, is now more and more generally accepted. Whether, however, this regional structure of the neural differentiation really exists *from the very first beginning*, must still be further investigated.

We must call now attention to the chronological character of the induction process, a fact which has been much neglected till now.

The experiment of Hall (1937), who transplanted young head inductor in the place of older trunk inductor, evoking only trunk structures, and who grafted older trunk organizer in the place of young head organizer, inducing the formation of an structure intermediate between trunk and head, demonstrates the still very labile character of the archencephalic and spino-caudal induction at relatively young stages of development. On the other hand, Mangold (1933), who studied the inductive capacities of various

parts of the archenteron roof of *a young neurula*, found already a much more pronounced and much finer regional character in the cranio-caudal inductive action. These examples demonstrate that in the course of development the qualitative character of the induction becomes more and more pronounced, coupled with a decrease in the power of regulation. Although it surely needs further investigations, we may suppose that *the induction really changes from a more quantitative into a more qualitative one in the course of development.*

We have seen that there are important chronological differences in the differentiation of the archenteron roof in medio-lateral as well as in cranio-caudal directions, and also in both directions in the neural plate. It is therefore rather obvious to combine these facts with the above mentioned chronological change in the character of this induction process and to reduce the special character of the prechordal inductor to a precocious start of the differentiation of this part in comparison with other parts of the archenteron roof.

In birds the situation may be more or less the same. RUDNICK (1948) states that investigations during recent years (RAWLES, 1940, and others) have shown that the transverse organisation of the medullary plate is a process completed later than that of the antero-posterior axis.

Whether, however, all the differences between the induction of the cranio-caudal and medio-lateral regionalities can be attributed to chronological differences in the same basic process, the process of chemo-differentiation, must of course be investigated much more thoroughly.

Summarizing, we can recognize that *there are a large number of arguments pleading in favour of the existence of gradients in the archenteron roof and afterwards in the presumptive neural plate. The neural field probably does not represent a single gradient field, but is composed of a small number (two or three) of fields already distinct from the very beginning. The origin of these primary fields may be attributed to a first differentiation in space and time of the archenteron roof as part of the general process of chemo-differentiation of the egg.*

We can thus extend the definition of neural field to *a spatially-limited and regionally-structured area with gradient-fields of neural differentiation tendencies.*

Organization and Segregation of the neural field.

In the course of development the primary neural field segregates into an increasing number of special organ fields, which originally strongly overlap each other. The subdivision of the fields into smaller, more special organ-fields is accompanied by a sharper limitation of each field and a loss of the power of regulation. This last process is finally restricted to the internal regulation of each of the special organ-fields only. I will mention here the work of Adelmann (1937) on the development of the eye, van de Kamer (1946 and partly not yet published) on the development of the pineal body and the paraphysis, and the discussion of the problem of segregation by Weiss (1935).

What however do we already know of this organisation and segregation process, which probaly forms another aspect of the fundamental process of chemo-differentiation ?

The investigations already mentioned of Mangold (1933) and Holtfreter (1938) show that the progressive segregation in the underlying archenteron roof gives rise to a more specific character and sharper spatial limitation of the inducing influences upon the overlying ectoderm.

In the second place the ectoderm itself possesses strong powers of autonomous self-organization. The above-mentioned experiments of Chuang (1939-1940) with heterogeneous inductors on explanted ectoderm show in some cases very highly organized bilaterally-symmetrical, regionally-structured brain formations. We must conclude that in these cases the organizing action was an inherent process of the presumptive ectoderm. Finally Holtfreter's neural inductions in explanted ectoderm by relay mechanisms (1944 and 1945), also show in a number of cases rather well organized archencephalic brain formations.

As we have seen above the development of competence also plays a role in this segregation process, as it restricts the possibilities of differentiation to more special secondary formations at older stages of development.

In every biological process, in which one system influences another, there is also a converse influence from the second on the first. We may therefore expect a real interaction between archenteron roof and neural plate.

According to the train of thought followed here the development of the pattern in the central nervous system may be summarized as *a very close interaction of the spatially-structured inductive influence of the archenteron roof, the competence of the overlying ectoderm, the inherent property in the ectoderm of autonomous self-organization, and a fourth factor, the factor of time, on which all these processes are dependent.* The quantitative relation between these factors is still unknown, so that it is more or less a question of personal judgment upon which of these factors the greatest importance is placed. In Dalcq's translocation experiments, summarized in his publication of 1947 a series of decreasing steps of differentiation, could be established, beginning with a complete acrencephalon and ending with a pineal body and some neural crest material. According to Dalcq these steps of differentiation are evoked by different steps *in the gradient of the cephalic inductive agency of the archenteron roof.* On the contrary, Lehmann (1948), who also distinguishes different " Realisationsstufen " of organ-areas in the neural plate assumes different "*Manifestationsvermögen*" *of the individual organ-fields* to explain the dominance relations which exist *in this differentiating reaction-system.*

Besides the several examples already given above, I will mention also the following interesting facts related to segregation and organization. According to Lehmann (1948), an anormogenetic series of degraded " Realisationsstufen " appears with increasing reduction of an organ-area, till it reaches a minimum size, under which it cannot be realized. Holtfreter (1944) stated that the greater the amount of neural tissue in a transplant or explant, the more successful the tendency to organize itself into a complex system of organs and the higher its complexity. Finally Holtfreter (1944) made the very interesting observation that blastoporal lips of *Amblystoma punctatum* which were cut out, then exposed to alkali for 10 minutes, so that they desintegrated into a heap of single cells, subsequently intermingled by glass needle and finally neutralized, reaggregated and reorganized themselves into an axial system with two cell-layers.

Before discussing these organization and segregation processes in relation to the idea of physiological competition, we must make a distinction between these two processes. The process of segregation

is the process of subdivision of a homogeneous field into a number of special subfields. This process of segregation plays an important rôle in the process of organization, but the last-mentioned process includes more. Organization is the formation of a morphological and functional unity of a large number of adequately cooperating organ-systems.

Processes of segregation and organization can be better understood by assuming physiological competition, as under these conditions every small difference in an originally homogeneous field will be a starting point for the development of structuring influences by dominance of these parts upon the surrounding cell material.

This very pronounced process of autonomous organization and segregation which is evidently so characteristic of embryonic development and differentiation, has several characteristics, to which the idea of physiological competition, worked out by SPIEGELMAN (1945) on hydranth reconstitution in coelenterates, can be applied. According to SPIEGELMAN, some of the conditions for physiological competition are the existence of gradient fields, the interaction of physiological open systems, the existence of limiting factors such as space, amount of cell material, harmful excretory metabolites, food and energy, while the process of regulation forms also a characteristic of physiological competition.

Several of these conditions seem to be fulfilled in developing embryonic systems, as for example the existence of gradient fields, the interaction of open systems, the dominance of one organ-system upon another, the limitation of the amount of cell material available and the power of regulation, whereas other factors seem to be absent, such as limitation of food and energy, and finally nothing is known about relations of space, harmful metabolites, etc.

This new perspective of physiological competition in the processes of segregation and organization in embryonic development is however still nothing more than a working-hypothesis. Much further research will be necessary in order to get some insight into those factors which determine the existence of physiological competition in processes of organization, segregation and differentiation, while an insight into the course of physiological competition in embryonic development is at present merely a dream of the future. All that I have mentioned here are only analogies between processes

taking place in the development of the central nervous system and the theoretical conditions required for physiological competition.

REFERENCES

H. B. ADELMANN. 1932. J. Morph., *54*, 1, 1-67. — H. B. ADELMANN. 1937. J. Exp. Zool., *75*, 2, 199-237. — L. G. BARTH. 1941. J. Exp. Zool., *87*, 371-383. — J. H. BIJTEL. 1936. Roux Arch., *134*, 2, 262-282. — J. BRACHET. 1940. Arch. Biol., *51*, 167-200. — H. H. CHUANG. 1939. Roux Arch., *139*, 556-638. — H. H. CHUANG. 1940. Roux Arch., *140*, 25-38. — A. DALCQ et J. PASTEELS. 1937. Arch. Biol., *48*, 669-710. — A. DALCQ. 1938. *Form and causality in early development*, Cambridge. — A. DALCQ et J. PASTEELS. 1938. Bull. Acad. roy. Méd. Belg., 6e sér. *3*, 261-308. — A. DALCQ. 1940. Arch. Biol., *51*, 387-586. — A. DALCQ. 1947. Growth Symposium, 85-119. — A. DALTROP. 1933. Roux Arch., *127*, 1-60. — H. DAMAS. 1947. Arch. Biol., *58*, 1/2, 15-57. — J. GALLERA. 1947. Arch. Biol., *58*, 3, 221-264. — K. GOERTLLER. 1925. Arch. Entw. Mech., *106*, 503-541. — K. GOERTLLER. 1926. Z. Anat., *80*, 283-343. — K. GOERTLLER. 1927. Roux Arch., *112*, 517-576. — E. K. HALL. 1937. Roux Arch., *135*, 671-688. — R. G. HARRISON. 1947. J. Exp. Zool., *106*, 1, 27-84. — J. HOLTFRETER. 1933. Roux Arch., *127*, 591-618 and 619-775. — J. HOLTFRETER. 1933. Roux Arch., *129*, 669-793. — J. HOLTFRETER. 1938. Roux Arch., *138*, 163-196, 522-656 and 657-738. — J. HOLTFRETER. 1944. J. Exp. Zool., *95*, 3, 307-340. — J. HOLTFRETER. 1945. J. Exp. Zool., *98*, 2, 161-209. — J. C. v. d. KAMER in M. W. WOERDEMAN and Chr. P. RAVEN. 1946. Research in Holland. Exp. Embryol. in the Netherlands. 1940-1945. — J. C. v. d. KAMER in Chr. P. RAVEN. 1946. Experientia, *2*, 38. — F. E. LEHMANN. 1928. Roux Arch., *113*, 1, 123-171. — F. E. LEHMANN. 1938. Roux Arch., *138*, 1, 1-158. — F. E. LEHMANN. 1942. Naturwiss., *30* Jg. 34/35, 515-526. — F. E. LEHMANN. 1948. Arch. Klaus-Stiftung f. Vererb. forsch., *23*, 3/4, 568-573. — F. R. LILLIE. 1929. Roux Arch., *118*, 499-533. — O. MANGOLD. 1933. Naturwiss., 761-766. — P. D. NIEUWKOOP. 1947. J. Exp. Biol., *24*, 1/2, 145-183. — P. D. NIEUWKOOP and P. F. FLORSCHÜTZ. 1949. Arch. de Biol. (in press). — J. PASTEELS. 1945. Arch. Biol., *56*, 105-182. — J. PASTEELS. 1947. Experientia, *3*, 1, 30-32. — Chr. P. RAVEN. 1938. Acta Biotheoretica, *4*, 1, 51-64. — Chr. P. RAVEN and J. KLOOS. 1945. Acta Neerl. Morph. norm. path., *5*, 4, 348-362. — M. E. RAWLES. 1940. Proc. Nat. Acad. Sci., *26*, 86-94. — D. RUDNICK. 1948. Ann. N. Y. Acad. Sci., *49*, 5, 761-772. — H. SPEMANN. 1936. *Beiträge zu einer Theorie der Entwicklung*, Berlin. — S. SPIEGELMAN. 1945. Quart. Rev. Biol., *20*, 2, 121-146. — S. TOIVONEN. 1940. Ann. Acad. Sci. Fenn., *55*, 7-150. — S. TOIVONEN. 1949. Experientia, *5*, 8, 323-325. — C. H. WADDINGTON and J. NEEDHAM. 1936. Proc. Kon. Akad. Wetensch., A'dam., *39*, 7, 6 p. —

P. Weiss. 1935. Physiol. Rev., *15*, 4, 639-674. — G. L. Woodside. 1937. J. Exp. Zool., *75*, 259-282. — T. Yamada. 1938. Roux Arch., *137*, 151-270.

DISCUSSION

Dalcq:

L'étude attentive que le Dr Nieuwkoop a faite de l'induction neurogène me suggère trois remarques sur lesquelles j'aimerais connaître son opinion.

1. Vu l'importance d'une bonne terminologie comme facteur de clarification des problèmes, il ne me paraît pas indiqué de parler de « compétence » tant que le germe forme encore un système continu. Ce terme, introduit avec raison par notre collègue Waddington, ne devient à son avis utile qu'à partir du moment où s'établissent des relations inductrices. Avant cela, on peut parler, soit de potentialités multiples si on aime cette représentation, soit de différences de potentiel.

2. La manière dont le Dr Nieuwkoop nous présente la distinction d'un champ général en champs régionaux me paraît plus satisfaisante sur le plan abstrait que dans le concret. Si l'on envisage chaque zone d'organogénèse comme un problème spécial, et si l'on étudie attentivement toutes les conditions spatiales et chronologiques qui s'y rencontrent, on voit le plus souvent la situation s'éclairer dans la plus large mesure.

3. Il est indispensable de ne pas perdre de vue les faits, soulignés par le rapporteur, de production d'un cerveau assez bien conformé par une ampoule d'ectoblaste contenant un xéno-inducteur non vivant. En pareil cas, est-ce bien l'ectoblaste qui soutient d'emblée les facteurs suscitant la réorganisation du champ ? Ou n'y aurait-il pas libération d'un groupe cellulaire interne qui se réorganiserait en une sorte d'équivalent préchordal ?

Nieuwkoop:

1. Je suis d'accord avec M. le Prof. Dalcq de parler de compétence dès le moment que des relations inductrices se présentent dans le développement. Avant ce moment il est mieux de parler de potentialités.

2. Le processus de ségrégation (chémo-différenciation) se manifeste dans la différenciation neurale dans une ségrégation primaire en plaque préchordale et plaque chordale, et finalement dans la structure régionale du système nerveux. Cependant, ce sont des processus graduels et continus, qui se réalisent sans formation de frontières nettes, de sorte que le système nerveux reste une unité au sens morphologique et physiologique.

3. Quelques inductions hétérogènes bien organisées dans l'explantat (Chuang) ne donnent aucune indication d'une intervention mésodermique dans l'induction neurale. Il n'y a pas de cellules mésenchymateuses entre l'inducteur et l'ectoderme. Cette observation n'appuie pas la deuxième possibilité.

Brøndsted:

May I draw attention to some analogies in the regeneration processes of planarians. The blastema in every point of the wound of a cranial exposed cut surface has the power to regenerate a head, but not a tail. The general stimulus to form head or tail comes from the body and not from the blastema itself. Using an anthropomorphistic short-hand phrase: the body says: build a head! But after having received this general order the blastema itself organizes the proper formation of a head due to the circumstance that in every cut there will be a high-point of regeneration power which starts head formation earlier than in other parts of the blastema, and so, by a sort of organizer effect combined with prohibiting effects, the high-point draws all the cells in the blastema into cooperation. May perhaps this principle be in some way or other also be found in the organization of the neural field? Speaking of inhibiting effects, attention should be drawn to the findings of Wigglesworth as to the regeneration of bristles in the epidermis of Rhodnius after wounding.

There is also a curious analogy between the two-sided effect of the organizer: brain-trunk, and the possibility of the very same cells in the planarian body to start either head or tail formation depending on the position of the wound either as a cranially or a caudally pointing wound. One cannot help keeping in mind the double gradient system, vegetative-animal, in the sea-urchin egg. It is to my mind not excluded that there may be a sort of double spaced ultra-microscopic protein pattern involved in the whole question: How is the cranial-caudal axis developed? Here again there may be some connection with Dalcq's findings.

Nieuwkoop:

Processes of regeneration and those of organisation in the neural field have several interesting similarities, which are probably based on the common field character. The realisation of a primary regional pattern in the neural plate may then be compared with the decision of either head or tail character of the regeneration blastema in planarian and the further segregation of the neural field with the internal organization of head or tail. Whether the two processes are really based on a common general principle of a biological field, e. g. the re-establishment of a homogeneous gradient field (disturbed by the cut in planarians, or by the direct contact of originally spatially separed parts of the embryo by the gastrulation process) is however still an open question.

WADDINGTON:

a) Concerning neural competence. Competence is defined as a state of instability between two or more alternatives. Tissue is not competent *before* this instability arises: and the competence disappears gradually as the instability disappears. This disappearance occurs even in the absence of an inducing stimulus but (contrary to a suggestion of WEISS) neither of the alternatives is fully realised in the absence of the appropriate stimulus, as I showed in 1936.

b) Concerning the neural field. It is important to pass beyond the stage of merely invoking a " field " which is defined solely by the property of explaining all our difficulties in the manner of a deus ex-machina. In the invaginating mesoderm of the amphibians there are processes at work which could lead to the formation of a field of the kind which we require to explain the phenomena of regionality within the neural plate. These processes are the liberation of the evocator at the blastoporal lip, its transport cranially by the mesoderm, its diffusion laterally within the mesoderm and dorsally into the overlying ectoderm. It would appear that many of the properties of the " neural field " could be explained by the spatio-temporal relations of these processes, and until the possibilities of this hypothesis are exhausted, it seems unnecessary to invoke other ad hoc entities.

NIEUWKOOP:

b) We know so little of the exact spatio-temporal relations in the processes of invagination and extension of the archenteron roof that we cannot exhaust such an hypothesis. Assuming, however, such simple relations, the striking coincidence of the processes of the regional segregation in the archenteron roof in head and trunk inductor and of the spatially corresponding segregation of the very young neural plate in presumptive arch- and deuterencephalon would then represent only a secondary or accidental phenomenon.

RANZI:

HOLTFRETER showed that explants of *Triturus* ectoderm which develop into epidermis, when kept in standard solution having a pH between 5,0 and 9,2, become neural when they are briefly exposed to either more alkaline or more acid conditions. I saw (results not yet published), that the euglobulin $a + b$ of *Rana* embryo, between pH 5,7 and pH 8,5, shows in solution fibrillar particles. To either more alkaline or more acid conditions this euglobulin $a + b$ shows globular particles; that is to say it is depolimerized. These observations seem to show that the neural induction is related to a depolymerisation of the fibrillar proteins.

NIEUWKOOP:

In the discussion with Prof. WEISS we came to the following subdivision of the segregation process of the neural differentiation: *a*) the formation of the original neural field, probably consisting of two or three overlapping sub-fields, *b*) the regional segregation of these subfields into a large number of brain segments, *c*) the segregation of nuclei and tracts within each of these segments and finally *d*) the differentiation of the individual cells into various types of neural cells, arranged in complicated spatial patterns. These distinct steps in the segregation process form, however, an artificial subdivision of an, in reality, homogeneous process.

STOFFLICHE INDUKTOREN

von

Sulo Toivonen [1].

Im Jahre 1932 wurde durch die Befunde von Bautzmann [1], Holtfreter [2], Spemann [3] und Mangold [4] die stoffliche Natur der Induktionswirkung einwandfrei festgestellt. Weiter ergab sich schon etwas später zumal auf Grund der Versuche von Holtfreter [5] die Beobachtung, dass das Induktionsagens in den Geweben des Individuums über die Induktionsperiode hinaus erhalten bleibt, weil sogar noch Gewebe erwachsener Wirbeltiere, in eine junge Gastrula implantiert, imstande sind, qualitativ ähnliche Gebilde wie die lebende Urmundlippe hervorzurufen.

In den folgenden Jahren bemühte man sich, mit verschiedenen Methoden das Induktionsagens zu finden. Bezüglich des allgemeinen Charakters des Induktionsagens standen damals zwei entgegengesetzte Auffassungen einander gegenüber: Die Sterinhypothese der englischen „Schule“ (Waddington, Needham u. Mitarbeiter) und die Säurereizhypothese der deutschen (Fischer, Wehmeier u. Mitarbeiter). Diese Forschergruppen erzielten bei ihren Untersuchungen Resultate, die für alle diejenigen, die sich später mit diesem Problem beschäftigt haben, von grossem Wert gewesen sind, auch wenn sie schliesslich nicht zu dem anfangs leicht erreichbar scheinenden Ziel, der endgültigen Bestimmung der stofflichen Natur des Induktionsagens, führten.

Im Jahre 1937 legten Dalcq und Pasteels [6] zum ersten Mal in fester Form ihre neue Theorie über die Morphogenese des Vertebrateneies vor. Sie ist danach in vielen Publikationen wiedergegeben und durch neue Befunde gestützt worden, und mit ihrer Hilfe haben mehrere Erscheinungen der Normogenese ihre Erklärung gefunden. Der Theorie gemäss beruht die Wirkung des aktiven Faktors in der Normogenese auf quantitativen Unter-

---

[1] Zoologisches Institut der Universität, Helsinki.

schieden, als deren Resultat sich dann qualitativ verschiedene Reaktionen des Reaktionsmaterials ergeben. Die erwähnten belgischen Autoren haben später vor allem in Zusammenarbeit mit BRACHET wahrscheinlich gemacht, dass in der Induktion vor allem ein gewisser Nukleinstoff wichtig ist. Sein Vorkommen hat sich stets im Augenblick vor der Induktion an der Induktionsstelle mittels histochemischer Farbreaktionen nachweisen lassen. Die Hypothese, die ich im Folgenden nach einigen früheren Autoren die Quantitativhypothese nenne, verneint die Möglichkeit der Entstehung qualitativ verschiedener Reaktionen als das Wirkungsprodukt verschiedenartig leistungsspezifischer aktiver Stoffe.

Im Jahre 1938 veröffentlichten CHUANG [7] und ich [8] — beide gestützt auf die früheren Befunde HOLTFRETERS [9] — unsere vorläufigen Mitteilungen über die von uns mit heterogenen Induktoren gewonnenen Resultate, auf Grund deren wir annahmen, dass die Morphogenese der Neuralplatte durch mehrere leistungsspezifische Agenzien gesteuert würde. Später haben sowohl CHUANG [10, 11] als ich [12, 13, 14, 15, 16] zur Stütze unserer Auffassung weitere Argumente beigebracht. Unsere Auffassung, die im folgenden die Qualitativhypothese genannt werden möge, ist in gewissen Beziehungen das volle Gegenteil der oben dargestellten Quantitativhypothese, und unsere Befunde können, soviel ich sehe, nicht ohne weiteres mit Hilfe der letzteren erklärt werden.

CHUANG hat gezeigt, dass zwei heterogene Gewebe, Mäuseniere und Tritonleber, auf verschiedene Weise leistungsspezifisch sind. Erstere induzierte beim Tritonkeim zur Hauptsache Gehirnteile, Sinnesorgane und andere Kopfgebilde, letztere vor allem Rumpfgewebe wie Muskulatur, Chorda und Schwänze. Die regionalspezifische Einwirkung der Induktoren äusserte sich nicht ganz deutlich bei Versuchen mit Ganzkeimen, trat aber besser in den Explantationsversuchen hervor. CHUANG studierte auch die Einwirkung des Kochens auf das Induktionsvermögen der Induktoren. Es gelang ihm dabei nachzuweisen, dass der frühere Rumpfinduktor beim Kochen sein Vermögen, Mesoderm und Rumpfgebilde zu induzieren, einbüsste, während er danach die Fähigkeit zum Hervorrufen von Organen der Kopfregion zeigte.

Nach meinen eigenen früheren Befunden habe ich eine Anzahl von Induktoren, die sich in meinen Versuchen als leistungsspezifisch erwiesen, ihrer Leistung nach auf drei Gruppen verteilt: 1) Die

alkoholbehandelte Leber von Barsch, Kreuzotter und Meerschweinchen induzierten vordere Gehirnteile, Tel- und Diencephalon, und entsprechende Sinnesorgane, Nasen, Augen und Balancer (LEHMANN [17, 18]) hat später für sie den Namen, archenzephale Induktoren, vorgeschlagen); 2) Die alkoholbehandelte Niere von Barsch und Meerschweinchen induzierten nur Rumpf- und Schwanzgebilde, Rumpfmesoderm, Chorda, Flossensaum, Neuralrohr und dazu oft auch wenigstens einen Teil des Rhombencephalons mit Ohrblasen (spinale Induktoren nach LEHMANN); 3) Die Nieren von Kreuzotter und Häher induzierten Mes- und Rhombencephalonteile von Zentralnervensystem mit Ohrblasen (deuterencephale Induktoren nach LEHMANN). Auf Grund dieser Befunde nahm ich an, dass jede von den erwähnten drei Induktorgruppen zur Hauptsache von einem besonderen, die betreffende Region induzierenden Induktionsagens beherrscht sei, das sich zufällig in Verbindung mit der Differenzierung der genannten Gewebe in diesen reichlicher als die anderen vorhandenen aktiven Stoffe und auf jeden Fall in so reichlichen Mengen angehäuft sei, dass nur der für jede von den drei Induktionsgruppen charakteristische aktive Stoff allein das jeweilige Reaktionsmaterial steuern könnte.

LEHMANNS [19] Lithium-Versuche, die beim Normalkeim zwischen den arch- und deuterenzephalen Regionen eine schroffe Grenze in der Li-Empfindlichkeit an den Tag gelegt hatten, passten vortrefflich zu meinen eigenen Versuchsbefunden. Ich äusserte darum die Annahme, dass beim Normalkeim, zunächst in der prächordalen Platte, offenbar ein ähnlicher leistungsspezifischer Induktionsstoff wie in meinen heterogenen archenzephalen Induktoren tätig ist, sowie dass sich im übrigen Chordamesoderm möglicherweise zwei verschiedene Regionen abgrenzen lassen, die beide mit Hilfe ihrer eigenen leistungsspezifischen Induktionsstoffe die Normogenese steuern. Ich vermutete ferner, dass jeder von diesen drei Induktionsstoffen möglicherweise eine Stoffgruppe darstellte, die sich dann noch weiter in leistungsspezifische Stoffe auflösen liesse, die in der Normalentwicklung in den Induktoren späterer Stadien zur Auswirkung gelangten. Eine Stütze dafür ergab sich darin, dass alkoholbehandeltes Thymusgewebe vom Meerschweinchen in meinen Vorversuchen in zahlreichen Fällen selbständige Augenlinsen induzierte.

Auf Grund der Versuchsergebnisse von HOLTFRETER [20] nebst

anderen war schon damals bekannt, dass, wenn man den klassischen Kopfinduktor von SPEMANN auf diese oder jene Weise tötet, so vermag er danach jedes beliebige Gebilde, auch überzählige Schwänze, zu induzieren. Meine eigenen Ergebnisse [13] (Schema, S. 135) liessen es naheliegend erscheinen, dass im lebenden Kopforganisator die Diffusion der Stoffe vom lebenden Cytoplasma geregelt wird, so dass nur ein bestimmter Stoff relativ freien Zutritt zum Reaktionsmaterial erhält und somit auf dasselbe einwirken kann. Wird aber das Plasma durch Abtöten zerstört, so werden damit sämtliche in der Zelle enthaltenen Stoffe befreit, und demzufolge auch andere als lediglich die bisher wirksamen Stoffe Gelegenheit erhalten, sich mehr oder minder gleichwertig an der Konkurrenz um die Steuerung des Reaktionsmaterials zu beteiligen. Meiner Annahme nach wären also in jeder Region des Chordamesoderms sämtliche wirkenden Stoffe zugegen gewesen, die Permeabilität des Plasmas aber wäre in den verschiedenen Regionen eine verschiedene, so dass der eventuelle kraniokaudale Gradient der aktiven Agenzien jedenfalls nicht allein für die Verschiedenheit der Regionen verantwortlich wäre. Dass das Ekto- und Entoderm beim Abtöten induktionsfähig werden, rührte offenbar gleichfalls davon her, dass die freie Diffusion der in der Zelle enthaltenen Stoffe durch das lebende Plasma verhindert wird, wohingegen diese Stoffe beim Abtöten der Zelle befreit und aktiv werden — der Umstand der danach durch die schönen Untersuchungen von HOLTFRETER [21, 22, 23, 24] entgültig erklärt worden ist.

Wenn es sich so verhielt, so schien es bei dem Bemühen, die bei der Normogenese aktiven Stoffe zu isolieren, nicht zweckmässig, vom jungen Keim und seinen Teilen auszugehen, sofern man mit normalen chemischen Methoden zum Ziel gelangen wollte, sondern es eigneten sich hierzu besser die leistungsspezifischen heterogenen Induktoren. Diesem Prinzip folgend ging ich im Jahre 1941 daran, mit meinen bisherigen leistungsspezifischen Induktoren Fraktionierungen auszuführen. Aus praktischen Gründen habe ich mir dabei als Ausgangspunkt den typischen archenzephalen und spinalen Induktor, Meerschweinchenleber und -niere, gewählt. Die Hauptpunkte meiner Befunde habe ich neulich [16] in einer kurzen Mitteilung zusammengefasst, und dann auch ein Schema, das ich hier wiedergebe, über die Leistungen der verschiedenen Fraktionen publiziert.

Aus diesem Schema (Abb. 1) ist zu ersehen, dass mit Alkohol behandelte Meerschweinchenleber, mein typisch archenzephaler Induktor, bei Extraktion mit Petroläther seine Aktivität mehr oder

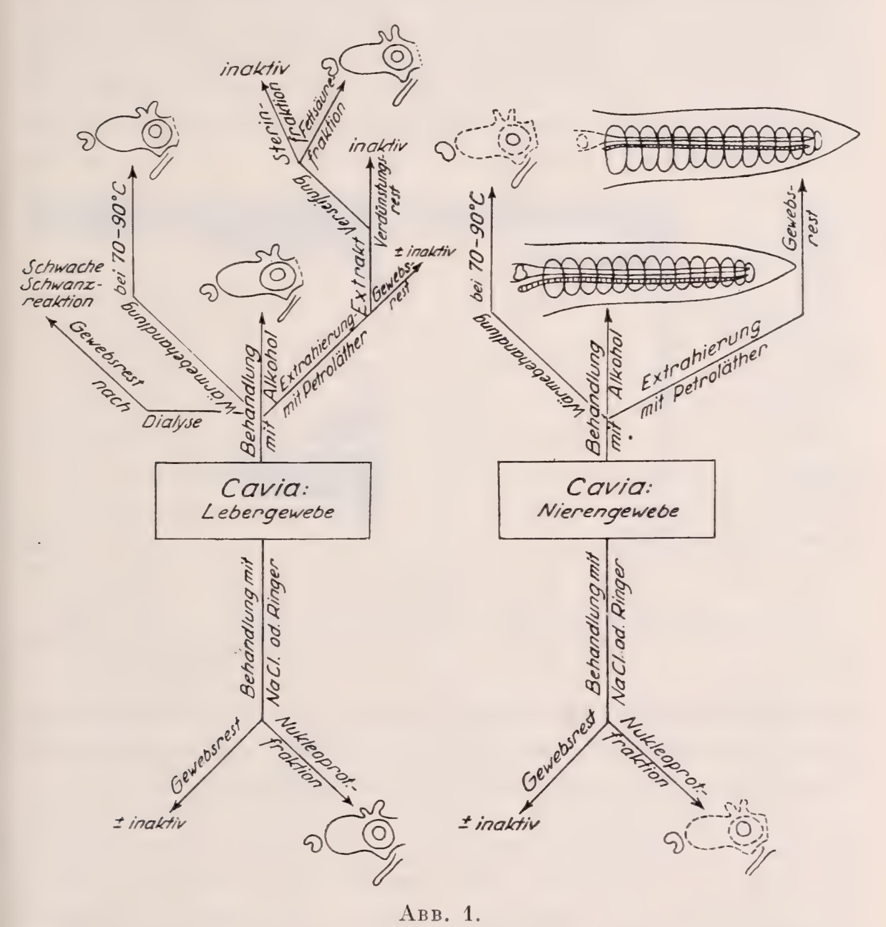


Abb. 1.

Schematische Darstellung über die Induktionsleistungen der auf verschiedene Weise hergestellten Fraktionen von Leber und Niere des Meerschweinchens.

minder einbüsst und danach nur noch ausnahmsweise zu schwach archenzephalen Induktionen befähigt ist — das Gewebe hat danach in einigen Fällen auch eine schwache spinale Reaktion hervorgerufen (siehe auch Abb. 2). Diese Wandlung kann nicht anders gedeutet werden, als dass der Hauptteil der aktiven Fakto-

ren, die ursprünglich den Anlass zur archenzephalen Reaktion gaben, in den Petroläther übergegangen ist. Der Verdunstungsrückstand des Petrolätherauszuges, als solcher implantiert, hat sich indessen als völlig inaktiv erwiesen. Dies möchte ich so erklären, dass die freie Diffusion der im Verdunstungsrückstand enthaltenen aktiven Stoffe aus dem Implantat durch die übrigen Bestandteile, die fettartigen Substanzen, verhindert wird. Die nach vorgenommener Verseifung gewonnene Sterinfraktion erwies sich als inaktiv,



ABB. 2.

Die Induktionsleistungen von Leber- und Nierengewebe des Meerschweinchens nach Behandlung mit Petroläther. Oben die Anzahl der Fälle.

während die Fettsäurefraktion wieder eine archenzephale Leistung zeigte und zur Hauptsache dem Bereich dieser Region zugehörende Sinnesorgane und auch eigentliche Gehirnteile induzierte.

Wärmebehandlung des alkoholbehandelten Gewebes in Holtfreter-Ringer-Lösung bei 70—90° C beeinträchtigt die Leistungsintensität des Induktors, doch vermag das Gewebe weiterhin archenzephale Sinnesorgane und ebenso nach kürzerer Wärmebehandlung Gehirnteile zu induzieren.

Das Gewebe büsst bei Dialyse (in Dialyseröhren in fliessendem Leitungswasser) sein archenzephales Induktionsvermögen ein und induziert hiernach schwach spinal (das Material dieser Versuchsserie ist allerdings beschränkt).

Aus einem frischen, mit Seesand zerriebenen Gewebe verschwindet die Induktionswirkung bei Durchschütteln in Holtfreter-Ringer- oder 1-n-NaCl-Lösung so gut wie vollständig. Das

aus der Lösung mit Alkohol ausgefällte Koagulat, das offenbar u. a. die Nukleinstoffe enthält, induziert archenzephale Gehirnteile und entsprechende Sinnesorgane.

Mit Alkohol vorbehandelte Meerschweinchenniere, mein typischer spinaler Induktor, induziert in der Regel mehr oder minder vollständige Schwänze, dazu meistens auch Rhombencephalon mit Ohrblasen. Lässt man auf die Alkoholbehandlung eine Extraktion mit Petroläther folgen (Abb. 2), so wird die Neuralkomponente in den induzierten Schwänzen schwächer (Rhombencephalon nebst Ohrblasen nur selten, Neuralrohr schwach); darum weist die Mesodermkomponente scheinbar zunehmende Tendenz auf.

Alkoholbehandelte Meerschweinchenniere verliert ihre induzierende Wirkung, wenn man das Gewebe eine halbe Stunde oder mehr bei 70—90° C in Holtfreter-Ringer hält. Dagegen induziert sie jetzt archenzephale Sinnesorgane bzw. deren Teile (Linsen) und nur als Ausnahmefall eigentliche Gehirnteile.

Bei gründlicher Durchschüttelung des fein zerriebenen Gewebes in Holtfreter-Ringer- oder 1-n-NaCl-Lösung wird dieses mehr oder minder inaktiv. Der aus dem Extrakt mit Alkohol gewonnene Niederschlag induziert archenzephal, und zwar in erster Linie selbständige Linsen, Nasengruben und Balancer und nur ausnahmsweise eigentliche Gehirnteile.

Meine Auffassung ist nun auf Grund der oben dargestellten Versuchsergebnisse die, dass in der Meerschweinchenleber ein archenzephaler Induktionsstoff oder Substanzgruppe enthalten ist, zu deren Kennzeichnen eine mehr oder minder grosse Wärmebeständigkeit, Löslichkeit in organischen Lösungsmitteln und (möglicherweise dank geringer Molekülgrösse) leichtere Dialysierbarkeit aus dem Gewebe gehören. Bei Fraktionierung geht das Agens in die Fettsäuren und Nukleoproteine enthaltende Fraktion über. Daneben enthält das Lebergewebe als geringe „Beimengung" ein spinales Induktionsagens, dessen Wirkung schwach zum Vorschein kommt, wenn man das Gewebe gründlich mit Petroläther extrahiert oder einer Dialyse unterwirft und auf diese Weise das archenzephale Agens beseitigt.

Das Nierengewebe des Meerschweinchens enthält dagegen einen spinal induzierenden aktiven Stoff oder eine Substanzgruppe, die thermolabil und in Petroläther unlöslich ist und auch nicht mit den

Nukleoproteinen in die obenerwähnten Fraktionen übergeht. Ausserdem ist in der Meerschweinchenniere als „Verunreinigung" ein archenzephal wirkendes Induktionsagens vorhanden. Dieses bestimmt die Reaktionen des Wirtes dann, wenn zuerst das spinale Agens durch Wärmebehandlung oder Herstellung der Nukleoproteinfraktion entfernt worden ist.

Auf Grund dieser Befunde beharre ich auf meiner früheren Ansicht, wonach für die neurale Induktion mehrere qualitativ verschiedene Substanzen verantworlich sind. Am deutlichsten sind in unseren Versuchen zwei Stoffe oder Stoffgruppen: das archenzephale und das spinale Induktionsagens. Zwischen den Leistungen dieser beiden bleiben, auf die Normogenese bezogen, die hinteren Gehirnteile. Gibt es eine dritte aktive Stoffgruppe, zu deren Leistung diese Region gehört, oder sollte man diese Region vielleicht als Zusammenwirkung der beiden anderen Agenzien betrachten? Dies bleibt noch unbeantwortet.

Beim Vergleich der Leistungen der verschiedenen Fraktionen von Meerschweinchenleber und -niere möchte ich neuerdings, im Gegensatz zu meiner früheren Anschauung, auch mit der Möglichkeit rechnen, dass der in der archenzephalen Induktionsleistung dieser beiden Gewebe hervortretende Unterschied — auch in der qualitativen Leistungsverschiedenheit — auf quantitativen Unterschieden ein und desselben archenzephalen Agens beruhen könnte: In der Leber reicht seine Menge wohl zum Induzieren eines vollständigen Archenzephalons mit Sinnesorganen aus, während das im Nierengewebe als kleine Beimengung auftretende Archenzephal-Agens nur ausnahmsweise zum Hervorrufen eigentlicher Gehirnteile ausreicht und darum im allgemeinen nur für die Ueberschreitung des Schwellenwertes für die Induktion gewisser Sinnesorgane, meistens nur Nasengruben, Linsen und Balancer genügt. Bei dieser Annahme wird jedoch die Erklärung schwierig, warum denn die Archzephal-Fraktionen des Nierengewebes übergrosse Linsen, und dazu noch, wie bei einigen meiner Versuchstiere, weit von der eigentlichen Linsenregion, auf der Höhe der Wirtsleber, zu induzieren imstande sind. Ich bin darum weiterhin geneigt anzunehmen, dass sich die archenzephale Leistung von einer Gruppe mit einander chemisch naheverwandter Substanzen herleitet, von denen eine u. a. als leistungsspezifischer Linseninduktor fungiert. Misst man auf der anderen Seite den quantitativen Unter-

schieden des Archenzephal-Agens die entscheidende Bedeutung zu, so liessen sich natürlich die Riesenlinsen so erklären, dass zwischen dem Reaktionsmaterial und dem Induktor in diesen Fällen eine beträchtliche Kontaktfläche oder mehrere einander dermassen genäherte Kontaktpunkte bestanden haben, so dass ihre Einzelleistungen zu einer einzigen grossen Linse verschmolzen sind.

Mehrfach wurde sodann die Behauptung geäussert (z. B. Pasteels [25], S. 92), dass es unangebracht sei, die Leistungen der in den heterogenen Induktoren enthaltenen aktiven Stoffe auf die Normogenese zu beziehen, weil ja die aktiven Vorgänge in beiden Fällen keineswegs identisch zu sein brauchen. Ich gebe zu, dass die erwähnte, von mir aber bewusst mit Vorbehalt gemachte Gleichstellung [13] (S. 132) zur Hauptsache eben auf der Aehnlichkeit der Vorgänge fusst. Den einzigen wahren Berührungspunkt zwischen den beiden Vorgängen bilden die Lithiumversuche Lehmanns [19], die allerdings von Pasteels [26] (S. 172 ff.) auf Grund von eigenen Versuchen gleichfalls bestritten worden sind. Die heterogenen Induktoren bieten uns auf alle Fälle bessere Möglichkeiten zur Isolierung der in ihnen enthaltenen induzierenden Stoffe als die natürlichen; gelingt es einmal, irgendeinen von diesen Wirkstoffen chemisch festzulegen, so wird es eine leichte Aufgabe sein, zu ermitteln, ob dasselbe Agens auch bei der Normogenese zugegen ist. Auch wenn dies nicht zuträfe, so dürfte der Induktionsmechanismus in beiden Fällen immerhin dermassen ähnlich sein, dass eine erschöpfende Analyse der in den heterogenen Induktoren enthaltenen aktiven Stoffe unsere Einsicht in die Normogenese sicher vertiefen wird. Es wäre indessen m. E. in keiner Weise fernliegend, sich eine völlige Identität der in den heterogenen Induktoren vorhandenen aktiven Stoffe mit den in der Normogenese tätigen Stoffe zu denken. Handelt es sich doch hier wie dort um Wirbeltiergewebe. Und da ferner nach meinen Befunden die archenzephalen Stoffe mit den Nukleinstoffen in die Fraktionen übergehen, so wäre es m. A. n. nicht überraschend, wenn sie sich als identisch mit dem bei der frühembryonalen Entwicklung tätigen Nukleinstoff von der Theorie von Dalcq und Pasteels erweisen würde.

Holtfreter's schon oben (S. 44) erwähnte Befunde, nach denen aus den lebenden Zellen durch Histolyse Agenzien befreit werden, die hernach im lebenden reaktionsfähigen Gastrulaektoderm In-

duktionen hervorzurufen vermögen, sprechen m. E. gleichfalls in keiner Weise gegen die Qualitativhypothese. Wie können die durch meine heterogenen Induktoren hervorgerufenen Induktionen auf histolytischen Wirkungen beruhen, wenn zwei in ähnlicher Weise behandelte Gewebe, Meerschweinchenleber und Meerschweinchenniere, bei ihrer histolysierenden Einwirkung auf die lebenden Zellen eines gleichgearteten Reaktionsmaterials die unzerstörten Zellen zu ganz verschiedenen Reaktionen veranlassen ? Ergibt sich nicht auch in diesem Fall als beste Erklärungsmöglichkeit, dass die als Induktoren verwendeten Gewebe selbst Träger von qualitativ verschiedenen Agenzien sind ?

LITERATUR

1. H. Bautzmann, Naturwiss., *20*, 971 (1932). — 2. J. Holtfreter, Naturwiss., *20*, 973 (1932). — 3. H. Spemann, Naturwiss., *20*, 973 (1932). — 4. O. Mangold, Naturwiss., *20*, 974 (1932). — 5) J. Holtfreter, Roux' Arch., *132*, 307 (1934). — 6. A. Dalcq u. J. Pasteels, Arch. Biol., *48*, 669 (1937). — 7. H.-H. Chuang, Biol. Zbl., *58*, 472 (1938). — 8. S. Toivonen, Ann. Zool. Soc. ,,Vanamo'', *5*, 8 (1938). — 9. J. Holtfreter, Roux' Arch., *132*, 307 (1934). — 10. H.-H. Chuang, Roux' Arch., *139*, 556 (1939). — 11. H.-H. Chuang, Roux' Arch., *140*, 25 (1940). — 12. P. Suomalainen u. S. Toivonen, Ann. Acad. Sci. Fenn. A, *53*, 6 (1939). — 13. S. Toivonen, Ann. Acad. Sci. Fenn. A, *55*, 6 (1940). — 14. S. Toivonen, Ann. Zool. Soc. ,,Vanamo'', *11*, 3 (1945). — 15. S. Toivonen u. T. Kuusi, Ann. Zool. Soc. ,,Vanamo'', *13*, 3 (1948). — 16. S. Toivonen, Experientia, *5*, 323 (1949). — 17. F. E. Lehmann, Schweiz. Med. Wochenschr., *71*, 485 (1941). — 18. F. E. Lehmann, Einführung in die physiologische Embryologie (Basel 1945). — 19. F. E. Lehmann, Roux' Arch., *138*, 106 (1938). — 20. J. Holtfreter, Roux' Arch., *132*, 225 (1934). — 21. J. Holtfreter, J. exp. Zool., *95*, 307 (1944). — 22. J. Holtfreter, J. exp. Zool., *98*, 161 (1945). — 23. J. Holtfreter, J. exp. Zool., *106*, 197 (1947). — 24. J. Holtfreter, J. Symp. Soc. exp. Biol., *2*, 17 (1948). — 25. J. Pasteels, Fol. biotheor. *3*, 83 (1948). — 26. J. Pasteels, Arch. Biol., *66*, 105 (1945).

DISKUSSION

WADDINGTON:

Is it possible that in the adult tissues studied by TOIVONEN there are many different substances, which may have specific induction-capacities, but which may have nothing to do with the normal processes of induction at the stage of the neural plate ? For instance, his archencephalic factor appears in both the fatty acid and the nucleoprotein-fraction.

DALCQ:

Qu'il me soit permis d'abord de dire combien les vues que le D[r] WADDINGTON vient d'exprimer quant au parti à tirer des conditions spatiales et chronologiques dans lesquelles se déroule une induction sont entièrement conformes à celles que j'ai défendues, soit avec PASTEELS, soit seul, depuis 1937. Nos difficultés seraient infiniment moins grandes si nous pouvions dire que très tôt au cours de son développement, disons au début de la gastrulation, l'embryon est déjà formé de territoires non interchangeables, et que nous pourrions donc croire de constitution au moins légèrement différente. Or, ils nous apparaissent le plus souvent interchangeables. Je pense cependant que c'est là une impression due à des modifications consécutives à l'intervention exploratrice. Chez des Amphibiens à développement rapide, comme le discoglosse, l'interchangeabilité n'existe pas, ou est très atténuée (mes nombreuses translocations latitudinales, dont beaucoup non publiées). C'est donc un problème juste que de rechercher la nature de ces différences progressivement divergentes. Dans quelle mesure les résultats du D[r] TOIVONEN nous en approchent-ils ? C'est là le point discutable. Je trouve intéressant qu'on en vienne actuellement à faire rentrer les actions des xéno-inducteurs dans le cadre de deux groupes de substances répondant à la démarcation la plus évidente dans le développement normal et dans son analyse expérimentale, la zone préchordale et la zone chordale. Mais, à mon sens, on doit rester très prudent quant aux conclusions à en tirer.

PASTEELS:

Les très intéressants résultats de M. TOIVONEN ne sont toutefois pas d'une interprétation facile. Assurément un fait semble bien démontré: que certain extrait provoque une induction archencéphalique, tandis qu'un autre extrait donne une induction chordencéphalique. Mais est-on vraiment fondé à les considérer comme des inducteurs normaux ? — ceci nous semble fort douteux. D'abord on ne peut pas omettre le fait que les inducteurs hétérogènes induisent non seulement du tissu nerveux mais aussi du chordomésoblaste; or une telle induction n'existe

pas dans le développement normal. La spécificité très grande de la réaction n'est pas non plus un argument valable puisque la centrifugation produit aussi des réactions très spécifiques dans certaines conditions. Les inducteurs hétérogènes et leurs extraits, les stérols, ainsi que la subcytolyse (Holtfreter) et les effets de la centrifugation (Pasteels) pourraient être considérés comme « inductomimétiques ». Par exemple, dans la centrifugation, l'action est dépourvue de toute spécificité; la spécificité de la réaction est due au stade auquel l'œuf est centrifugé, en d'autres termes: les qualités physico-chimiques du cytoplasme du réacteur. Le vrai problème des inductions hétérogènes n'est pas la recherche de la nature de l'inducteur normal mais le changement apporté dans le réacteur par un agent qui peut être très divers.

Rotmann:

Die von Chuang bzw. Toivonen in Experimenten mit abnormen Induktoren festgestellte *Thermolabilität des „spino-caudalen Agens“* und seine *Unlöslichkeit in gewissen organischen Lösungsmitteln* kann ich schon nach der äusseren Inspektion des histologisch noch nicht bearbeiteten Materials bestätigen und erweitern: Lymphknoten aus dem Mediastinum des Meerschweinchens induzieren nach kurzer Behandlung mit kaltem Aethylalkohol in bestimmten hohen Prozentsätzen starke Schwanzbildungen (das bedeutet die Existenz von Chorda, Somiten und Neuralrohr). Mit siedendem Aceton (55—56°) oder Chloroform: Methylalkohol 1:3 (61—65°) erschöpfend extrahiert, verlieren die Implantate nicht an Wirksamkeit, sondern scheinen eher noch zu gewinnen. Siedende Aethylalkohol-Behandlung (78°) oder 5 Min. langes Kochen (100°) löscht dagegen jegliches spino-caudale Induktionsvermögen aus.

Lehmann:

1. Das wesentliche an Toivonens Versuchen ist, dass man zu chemisch definierten Stoffen kommt, die quantitativ geprüft werden können. Dies ist ein analytischer Fortschritt. Die Frage ob diese Stoffe in der Normogenese vorkommen, ist damit nicht entschieden.

2. Es könnte möglich sein, dass Stoffgemische aktiver sind, als reine Stoffe.

Weiss:

The differential effect of the two systems could be explained by different specific inductive actions, as suggested by the speaker, but there seems to be another possibility as follows: The two " inductors " might be different in their physical and chemical properties, which could easily cause them to require different periods of time to establish effective contact and interstrange with the last tissues. Since the embryonic tissues change rapidly in their reactivity, it is possible that the exudates

of the two types find the host tissues in different stages of " competence " and that this difference in the state of the responding time, rather than different inductor substances, is responsible for the results. This possibility should be explored although I myself have often favored quantitatively different inductive actions, though not necessarily " substances ".

WOERDEMAN:

Bei der normalen Induktion wird der archencephale Induktor zuerst eingestülpt, kommt zuerst in Berührung mit dem Ektoderm, woraus der spinale Teil der Neuralplatte entstehen wird und erst zuletzt mit dem Ektoderm, woraus sich das Archencephalon bilden wird. In der Zwischenzeit kann sich im Ektoderm manches verändern.

Was aus dem Kontakt zwischen Induktor und Reaktionsmaterial entstehen wird, kann davon abhängen, in welchem Zeitpunkt der Induktor auf das Reaktionssystem einwirkt.

Es wäre deshalb möglich, dass archencephale und spinale Induktionen nicht durch zwei verschiedene Stoffe hervorgerufen werden, aber dadurch, dass ein und derselbe Stoff aus Nierengewebe und Lebergewebe in verschiedenen Zeiten auf das Ektoderm einwirkt (Diffusionsverschiedenheit ?).

BRACHET:

Lorsqu'on cherche à déterminer la nature chimique de la substance inductrice par des expériences d'implantation, il est fort important de tenir compte de ce que ces substances peuvent être attaquées par les enzymes de l'hôte. C'est ainsi que l'acide ribonucléique des implantats est hydrolysé rapidement et l'acide thymonucléique beaucoup plus lentement, suivant un gradient céphalocaudal. Il est probable qu'il en va de même pour les lipides et les protéines — une vitesse inégale dans l'attaque des substances implantées pourraient peut-être expliquer le facteur temps invoqué par WEISS et WOERDEMAN.

Je voudrais aussi demander à TOIVONEN de nous dire ce qu'il pense des expériences où BARTH et GRAFF ont implanté des fragments antérieurs et postérieurs du toit archentérique, tuer par congélation dans le vide, sans observer de spécificité archencéphalique ou spinocaudale.

ROTMANN:

Im normalen Geschehen schieben sich die induzierenden Teile der Unterlagerung in zeitlich und räumlich gesetzmässiger Weise unter dem Ektoderm vor. Schreibt man ihnen einmal lediglich quantitativ verschiedene Induktionseinflüsse auf das Ektoderm zu, dessen Kompetenz sich ausserdem autonom und als Funktion der Zeit ändert, so könnte man vielleicht, wie ich Herrn WADDINGTON in der Diskussion

verstanden habe, ohne die Annahme qualitativ differenter Induktionsagentien auskommen. Dem ist aber das mit den Ganzkeimversuchen im Wesentlichen gleich laufende Ergebnis der CHUANG'schen Explantat-(sandwich-) Versuche entgegen zu halten: Hier sind die räumlichen (und zeitlichen ?) Verhältnisse, unter denen der Kontakt zwischen dem Implantat und dem kompetenten Ektoderm zustande kommt, sicher von Fall zu Fall verschieden. Trotzdem bleibt die Leistungsspezifität der abnormen Induktoren erhalten, ja tritt so viel deutlicher zu Tage, dass der sandwich-Methode vor der Implantation in den Ganzkeim der Vorrang zu gebühren scheint.

BRØNDSTED:

It seems to me to be worth while trying to expose different levels of the bauchektoderm, regions lying at different distance from the ventral midline, to inducing substances. In this way it might be elucidated if the competence towards brain and trunk inducing substances is the same everywhere.

Also another experiment seems to me might be of some value: to try the influence of inducing substances on HOLTFRETERS mixed ectodermal cells. It might be possible in this way to penetrate somewhat deeper into the mutual influences in the complex system: induction-competence.

LEHMANN:

Es könnte in den grossen Regionen ein einheitlicher Funktionszustand gegeben sein, der sich in verschiedenen Realisationsstufen äussert.

Ich gebe zu, dass es bei DALCQ eine andere Stufenreihe der Realisationsgrade als bei TOIVONEN gibt.

ROTMANN:

Innerhalb des archencephalen Induktionskomplexes habe ich in Experimenten mit Thymus und Lymphknoten vom Meerschweinchen den Eindruck, als sei ein quantitativer Faktor im Spiel, als induzierten stark wirkende „archencephale" Induktoren ganze Vorder-, Zwischenhirn- und Augenkomplexe, schwache aber „nur" sekundäre Induktionsgebilde wie Linse, Haftfaden, Nase. Dabei ist die „Stärke" des Induktors innerhalb einer Versuchsserie abgeschätzt nach dem Prozentsatz der negativen Fälle (d. h. überhaupt kein Induktionseffekt) einerseits und dem Umfang der induzierten Komplexe andererseits. Doch bleiben die genauen Verhältnisse noch nachzuprüfen, müssten überhaupt die Induktionsleistungen *quantitativ* erfasst und bewertet werden.

HADORN:

Lässt sich auf Grund des Versuchsmaterials, das eine recht grosse Variabilität zeigt, der Unterschied zwischen Hitzestabilität und Hitzelabilität der beiden Stoffe als absolut feststehend postulieren? Dieselbe Frage ergibt sich für die festgestellten biochemischen Unterschiede.

TOIVONEN:

PASTEELS und WADDINGTON haben uns darauf aufmerksam gemacht, dass die aktiven Stoffe in den heterogenen Induktoren vielleicht gar nicht mit den bei der Normogenese wirkenden Agenzien vergleichbar sind. Wie sich LEHMANN bereits äusserte, ist dies nicht entscheidend. In beiden Fällen ist das Reaktionsmaterial, das Gastrulaektoderm, und damit auch sein Reaktionsmechanismus identisch. Wenn nun das Reaktionsmaterial durch verschiedene, in den heterogenen Induktoren anwesende Stoffe auf bestimmte Weise aktiviert wird, so ist unbedingt zu postulieren, dass in der Normogenese ähnliche Reaktionen gleichfalls nur durch verschiedene leistungsspezifische Stoffe hervorgerufen werden können. Also eine Reaktion erfordert zu ihrer Verwirklichung stets einen in irgendeiner Hinsicht ähnlichen auslösenden Reiz. Die mit den heterogenen Induktoren gewonnenen Resultate beweisen darum bis jetzt nur, dass das Reaktionsmaterial in der Normogenese verschiedene, leistungsspezifische Stoffe benötigt; ob die aktiven Stoffe immer dieselben sind, kann erst dann entschieden werden, wenn irgendein aktiver Stoff hinsichtlich seiner chemischen Natur bestimmt worden ist. Ich weise nur darauf hin, dass Auxin z. B. durch Heteroauxin und andere Stoffe ersetzt werden kann.

BRACHET wies auf die Versuche von BARTH und GRAFF hin. Sie hatten den vorderen und hinteren Teil des Urdarmdaches abgetötet und mit beiden Teilen qualitativ ähnliche Induktionen hervorgerufen. Auch HOLTFRETER ist schon vorher zu ähnlichen Ergebnissen mit den, gleichfalls abgetöteten, klassischen Kopf- und Rumpfinduktoren SPEMANNS, der jungen und älteren Urmundlippe, gekommen. In der Gastrula sind die Zellen noch nicht chemisch differenziert. Dass die verschiedenen Teile des Urdarmdaches lebend leistungsspezifisch sind, getötet dagegen nicht, mag so erklärt werden können, dass das lebende Plasma in den verschiedenen Teilen der Gastrula in verschiedenem Masse permeabel ist. Werden aber die Zellen in irgendeiner Weise getötet, so werden damit alle aktiven Stoffe frei (vgl. TOIVONEN, 1940, p. 135), auch solche Stoffe, die das lebende Plasma nicht durchdringen können. Das getötete Ektoderm und Entoderm sind gleichfalls aktiv, das lebende nicht. Bei den heterogenen Induktoren hat sich der chemische Inhalt neben der histologischen Differenzierung in bestimmten leistungsspezifischen Geweben zufälligerweise so differenziert, dass ein Gewebe (z. B. Meerschweinchenleber) vorzugsweise archenzephale, ein anderes wieder (z. B. Meerschweinchenniere) spinale Agenzien enthält.

Weiss, Woerdeman und Brachet haben auf die verschiedenen „Kompetenzen" des Ektoderms in verschiedenen Keimaltern und den möglicherweise mitspielenden Zeitfaktor hingewiesen. Die Reaktionsbereitschaft des Ektoderms ist in den verschiedenen Altern natürlich nicht die gleiche. Ich habe jedoch sowohl archenzephale als spinale Induktoren in verschieden alte Gastrulae implantiert. Auf den archenzephalen Reiz antwortet das Reaktionsmaterial dann schwächer oder stärker archenzephal — oder überhaupt nicht, auf den spinalen Reiz spinal oder überhaupt nicht, nie aber umgekehrt. Aus den implantierten heterogenen Induktoren diffundieren aktive Stoffe offenbar während längerer Zeit in das Ektoderm. Wenn sodann die für den leistungsspezifischen Reiz passende „Kompetenz" erreicht ist, antwortet das Ektoderm dem entsprechend. Nach meinen Dialyseversuchen haben die spinalen Agenzien wahrscheinlich grössere Moleküle, und darum vielleicht diffundieren sie auch langsamer aus den Geweben; doch sind die archenzephalen Plakoden mit vollem Recht als Spätinduktionen gewertet worden. Der Zeitfaktor, wenn er mitspielte, müsste darum ganz entgegengesetzt wirken.

Auf die Frage von Hadorn: Die spinale Einwirkung verschwindet nach halbstündiger Hitzebehandlung gänzlich, bei höheren Hitzegraden noch rascher. Die archenzephale Wirkung zeigt eine sehr grosse Hitzestabilität. Doch werden die Induktionsgebilde nach längerer Hitzebehandlung der Induktoren und auch bei höherer Temperaturlage der Behandlung kleiner. Dies betrifft namentlich die eigentlichen Gehirnteile. Nasen, Linsen und Balancer lassen sich noch mittels Induktoren erzeugen, die z. B. vier Stunden lang bei 90° C gehalten worden sind. Die verschiedene Löslichkeit der archenzephalen und spinalen Agenzien in organischen Lösungsmitteln geht deutlich aus dem betreffenden Schema hervor. — Diese meine Befunde werden durch die Resultate, die Rotmann hier referiert hat, gestützt.

LES CARACTÉRISTIQUES BIOCHIMIQUES DE LA COMPÉTENCE ET DE L'INDUCTION

par

J. Brachet [1].

Nous allons passer en revue, de manière sommaire, les principaux résultats acquis dans le domaine de l'embryologie chimique au cours de ces dernières années; nous nous limiterons aux données recueillies dans le cas des Amphibiens et nous laisserons entièrement de côté l'importante question des évocations provoquées par des inducteurs anormaux ou des substances chimiques: ce problème fait, en effet, l'objet de la communication du Dr Toivonen dans ce Symposium.

1. *Le métabolisme de l'œuf des Amphibiens au cours du développement normal.* — Ainsi que de nombreux chercheurs l'ont établi, la consommation d'oxygène des œufs de Batraciens n'est pas modifiée par la fécondation; elle s'élève lentement pendant la segmentation et augmente ensuite de plus en plus rapidement, suivant une courbe sensiblement parabolique.

Mais cette augmentation, apparemment régulière, de la consommation d'oxygène s'accompagne de variations de nature qualitative: chez la Grenouille rousse, par exemple, le quotient respiratoire est anormalement bas pendant la segmentation (0.65); au moment de la gastrulation, ce quotient respiratoire s'élève aux environs de l'unité et il se maintient à cette valeur jusqu'à la fin de la neurulation. (Brachet, 1934). Ce changement du quotient respiratoire s'interprète le plus aisément en supposant que c'est au moment de la gastrulation que le métabolisme glucidique débuterait; pendant la segmentation, l'œuf serait le siège d'oxydations incomplètes et ce ne serait donc qu'au moment où débutent les mouvements

[1] Laboratoire de morphologie animale, Bruxelles.

gastruléens que l'attaque des réserves glucidiques commencerait. Cette hypothèse a trouvé une base expérimentale dans les dosages de glycogène effectués par BRACHET et NEEDHAM et, tout récemment, par GREGG au cours du développement des Anoures: en effet, tant chez *Rana fusca* que chez *Rana pipiens*, on a constaté que la glycogénolyse ne commence qu'au cours de la gastrulation.

Il convient d'ajouter un mot au sujet du métabolisme des acides nucléiques: pendant la segmentation, il se produit une synthèse d'acide thymonucléique sans augmentation appréciable de la teneur en acides nucléiques totaux (BRACHET, GRAFF et BARTH); il est bien possible que cette phase initiale du développement s'accompagne d'une conversion de l'acide ribonucléique du cytoplasme en acide thymonucléique. Mais, par la suite, on assiste à une synthèse simultanée des deux acides nucléiques.

On voit donc que, tant en ce qui concerne le métabolisme des glucides que la synthèse des acides nucléiques, la gastrulation apparaît comme un point singulier dans le développement embryonnaire.

2. *Le métabolisme de l'organisateur.* Il ressort clairement des recherches, très délicates au point de vue technique, qu'ont effectuées de nombreux chercheurs (BRACHET, 1935, 1939, BOELL et NEEDHAM, BARTH, FISCHER et HARTWIG, STEFANELLI, etc.) que la consommation d'oxygène de la lèvre dorsale du blastopore est plus élevée que celle de la zone marginale ventrale. Elle est toutefois plus faible que celle des cellules du pôle animal, mais beaucoup plus considérable que celle du pôle végétatif. En somme, la consommation d'oxygène de la blastula décroît du pôle animal au pôle végétatif; à la gastrulation, la respiration de l'organisateur devient relativement élevée, sans cependant atteindre celle du pôle animal. Dans la neurula, FISCHER et HARTWIG ont reconnu l'existence de gradients céphalocaudaux et dorsoventraux dans l'intensité du métabolisme.

Il est bien établi aussi que c'est au niveau de l'organisateur que débute la transformation qualitative dont nous avons déjà parlé plus haut à propos de l'œuf entier: c'est, en effet, au niveau de la lèvre dorsale du blastopore que commence le métabolisme glucidique, comme l'ont montré les mesures du quotient respiratoire (BRACHET, BOELL, KOCH et NEEDHAM) et les dosages de glycogène (HEATLEY, JAEGER).

Jaeger, qui a soigneusement étudié la glycogénolyse dans différentes conditions expérimentales, est arrivé à l'importante conclusion que l'attaque du glycogène est étroitement liée à la cinématique de la gastrulation; les mouvements gastruléens, comme la contraction musculaire ou la motilité du sperme, exigent un métabolisme glucidique pour leur réalisation. Mais il ne semble pas qu'un métabolisme glucidique élevé suffise pour conférer à la lèvre dorsale du blastopore son pouvoir inducteur: les recherches de l'école de Cambridge ont en effet bien montré qu'il est possible d'augmenter fortement le métabolisme glucidique de fragments non inducteurs de la gastrula au moyen de dinitrophénol, sans y faire apparaître de potentialités morphogénétiques nouvelles. On peut, semble-t-il, conclure à l'heure actuelle que, si le métabolisme glucidique est une condition nécessaire à la morphogénèse, il ne suffit cependant pas à la réaliser. Les fort intéressantes recherches récentes de Spratt sur les besoins nutritifs d'embryons de Poulet en explantation ont d'ailleurs apporté des preuves nouvelles de la nécessité du métabolisme glucidique pour la morphogénèse.

3. *Les gradients biochimiques pendant la morphogénèse.* — L'une des acquisitions les plus importantes de l'embryologie au cours de ces dernières années réside sans contredit dans la démonstration de l'existence de gradients dans la constitution biochimique de l'embryon; la réalité de ces gradients, auxquels l'embryologie expérimentale a eu si souvent recours à titre d'hypothèse, ne fait en effet désormais plus de doute.

Nous avons vu déjà que la consommation d'oxygène varie en divers points de l'embryon suivant des gradients; des constatations analogues peuvent être faites avec la plus grande aisance, lorsqu'on suit la distribution, dans l'œuf en voie de développement, de diverses substances décelables par des méthodes cytochimiques: glycogène (Woerdeman), pouvoir réducteur (Fischer et Hartwig, Piepho, Child), groupements sulfhydriles des protéines, acide ribonucléique (Brachet), phosphatase alcaline (Krugelis).

Voici comment se présentent ces gradients, qu'il est particulièrement facile de mettre en évidence dans le cas de l'acide ribonucléique: l'œuf vierge ou fécondé est le siège d'un gradient primaire, décroissant du pôle animal au pôle végétatif, correspondant à la polarité de l'œuf mûr. Ce gradient ne se modifie pas pendant la

segmentation. Au début de la gastrulation, la lèvre dorsale du blastopore s'enrichit en acide ribonucléique et un gradient secondaire, dorsoventral cette fois, se surajoute au gradient primaire. De l'interaction de ces deux gradients, au cours de la gastrulation, naissent des gradients antéropostérieur (décroissant dans le sens céphalocaudal) et dorsoventral (diminuant de la chorde vers le mésoderme ventral).

Des expériences de retournement de l'œuf fécondé et de centrifugation à différents stades, que nous avons effectuées en collaboration avec J. Pasteels, ont montré que les anomalies de la morphogénèse qui suivent de telles interventions s'accompagnent de bouleversements plus ou moins profonds des gradients ribonucléoprotéiques normaux. Tous les faits dont on dispose à l'heure actuelle sont favorables à l'idée que le maintien de l'organisation normale en gradients et la complication progressive de ceux-ci sont intimement liés à la morphogénèse.

En ce qui concerne la signification biochimique de ces faits, il est important de noter que de nombreux travaux (Claude et ses collaborateurs, Brachet et Jeener, Chantrenne, etc.) ont établi que la plupart des constituants de ces gradients sont associés au sein de granules ultracentrifugeables: l'analyse de ces granules a montré qu'ils contiennent constamment de l'acide ribonucléique, d'importants enzymes respiratoires et hydrolytiques (notamment de la phosphatase alcaline) et des phospholipides. Pour des raisons que nous avons discutées ailleurs, il paraît probable que ces particules jouent un rôle important dans la respiration cellulaire et la synthèse des protéines cytoplasmiques.

Le fait que des gradients, parallèles aux gradients morphogénétiques, se retrouvent pour des constituants aussi divers que l'acide ribonucléique, la phosphatase alcaline, les enzymes oxydants et réducteurs s'explique le plus aisément en supposant qu'il s'agit en réalité de gradients dans la répartition de ces granules ribonucléoprotéiques. On en est ainsi amené à penser que ces particules doivent jouer un rôle important dans la morphogénèse tant primaire (phénomènes d'induction) que secondaire (organogénèse et différenciation cytologique).

4. *Les effets des inhibiteurs du métabolisme sur la morphogénèse.* — Nous n'examinerons pas ici les effets des agents qui, comme le

lithium et le sulfocyanure, provoquent des effets spécifiques sur la morphogénèse sans que leur mode d'action soit encore bien compris: cette question vient, en effet, d'être l'objet d'une discussion fort complète au cours de ce Symposium (Gustafson).

En ce qui concerne les inhibiteurs du métabolisme, il est certain que la morphogénèse primaire (induction neurale) est possible, chez certaines espèces, dans le cyanure aux concentrations qui inhibent la consommation d'oxygène de 80 à 90% (Brachet). Mais il est à noter qu'un autre inhibiteur des oxydations cellulaires, l'azoture de Na (N_3Na), a donné d'intéressants résultats entre les mains de Hall et Moog: cette substance permet, en effet, de provoquer un blocage *réversible* et prolongé du développement embryonnaire. Cette différence entre le mode d'action du cyanure et de l'azoture s'explique par le fait que l'azoture, comme le dinitrophénol, interrompt le couplage entre les oxydations et la production des liaisons riches en énergie de l'acide adénosinetriphosphorique (ATP). Effectivement, dans le cas de l'œuf de Grenouille, l'azoture de Na produit simultanément une inhibition de la consommation d'oxygène (Hall et Moog) et un épuisement de la réserve en ATP (Barth et Jaeger). De telles observations viennent à l'appui de l'idée, émise récemment par Barth, que l'utilisation de l'ATP sous l'influence de l'ATPase constituerait le lien entre les oxydations cellulaires et la multiplication de substances morphogénétiques capables d'auto-duplication.

Parmi les inhibiteurs de la glycolyse, les plus intéressants sont ceux qui s'attaquent aux groupes — SH des protéines: l'alloxane, le glutathion oxydé, le mono-iodacétamide, l'acide mono-iodacétique et la chloropicrine ont été étudiés par Rapkine et nous-même, tandis que l'arséniate donnait des résultats comparables entre les mains de Ten Cate. L'un des résultats les plus curieux est que ces substances permettent d'obtenir un certain degré de dissociation entre la compétence et l'induction: on obtient, en effet, souvent des embryons qui ont une chorde et des somites sensiblement normaux, alors que le système nerveux est rudimentaire, sinon absent. Il semble donc que l'intégrité des groupes sulfhydriles de certaines protéines, peut-être pourvues d'une activité enzymatique, soit indispensable pour que l'ectoblaste puisse répondre au stimulus inducteur. Des expériences de combinaison entre des fragments d'organisateur et d'ectoblaste traités par des inhibiteurs des grou-

pements — SH ont été effectuées récemment dans notre laboratoire par M. Lallier; elles devraient apporter une réponse décisive à la question.

Quant aux inhibiteurs de la synthèse des acides nucléiques, ils produisent un ralentissement considérable du développement, en affectant simultanément la compétence, l'induction et la croissance; les résultats sont les mêmes, que l'inhibiteur agisse comme un analogue chimique des purines et des pyrimidines (benziminazol, acide barbiturique) ou qu'il se combine aux acides nucléiques (acriflavine) (Brachet).

5. *Les effets de l'hybridation entre Anoures sur la morphogénèse et le métabolisme.* — Un moyen élégant d'analyser les conséquences biochimiques d'un blocage du développement réside dans l'étude des hybrides létaux entre Amphibiens; étendant aux Anoures les importants résultats de Baltzer et de Hadorn sur les Urodèles, nous avons constaté que les œufs issus du croisement *Rana esculenta* ♀ × *Rana fusca* ♂ voient leur développement s'arrêter au stade jeune gastrula. La morphogénèse de ces hybrides létaux ne se poursuit pas si on en explante des fragments dans du liquide de Holtfreter, même si on l'additionne d'acide ribonucléique ou de nucléotides (ATP, acide 5 adénylique, adénosine). Par contre, si on greffe l'organisateur de l'hybride létal dans un hôte sain, même d'espèce très différente *(Triton)*, on le voit reprendre ses potentialités: il se différencie en chorde et induit un système nerveux secondaire dans 50% des cas. Des résultats analogues, qui sont discutés dans le présent Symposium par le professeur Baltzer, ont été obtenus depuis par Moore dans le cas de la combinaison *Rana pipiens* ♀ × *Rana sylvatica* ♂.

Sur le plan biochimique, nous avons constaté que la synthèse de l'acide ribonucléique s'arrête dans l'hybride bloqué et qu'elle reprend dans les fragments greffés dans un hôte sain: le parallélisme entre la synthèse de cet acide et la morphogénèse est donc particulièrement évident dans ce cas.

Du côté américain, un intéressant travail de Barth a montré que la consommation d'oxygène de l'hybride létal *Rana pipiens* ♀ × *Rana sylvatica* ♂ cesse de s'élever au moment où le blocage du développement s'installe; le Q. R. est identique à celui des embryons normaux au début du développement, pour devenir anormalement

élevé à mesure que l'arrêt de la morphogénèse se prolonge. Quant à la glycolyse anaérobique, elle est réduite par rapport à la normale dans le cas des hybrides. Selon JAEGER, la glycogénolyse ne se produit pas dans la lèvre dorsale du blastopore des hybrides bloqués.

Notons encore, dans le même ordre d'idées, que chez les œufs de drosophile dont le développement est bloqué à la fin de la segmentation par l'absence du chromosone X (POULSON), la consommation d'oxygène évolue de la même manière que chez les hybrides létaux entre Anoures (POULSON et BOELL): après une augmentation normale, la respiration devient stationnaire au moment où le développement se bloque.

Il est sans doute prématuré de chercher à donner une interprétation cohérente de tous ces faits, en apparence disparates; mais une hypothèse qui nous semble particulièrement à retenir est la suivante: c'est que la constitution nucléaire anormale de ces embryons empêche la synthèse des granules ribonucléoprotéiques et des enzymes respiratoires qui leur sont associés. Pareille synthèse se ferait donc sous le contrôle nucléaire, à partir de la fin de la segmentation.

Certains faits, de nature indirecte il est vrai, viennent déjà étayer cette hypothèse: on a vu plus haut que le début de la gastrulation (ou la fin de la segmentation) constitue un stade critique au point de vue du métabolisme de l'œuf (Q. R., acides nucléiques). C'est également au même moment que les noyaux s'enrichissent en acide thymonucléique et diminuent de taille (SCHÖNMANN), tandis que les nucléoles apparaissent (J. SCHULTZ). Enfin, c'est encore à la fin de la segmentation que l'œuf commence à synthétiser des protéines nouvelles, comme le montrent les recherches immunologiques de R. COOPER et de PERLMAN et GUSTAFSON. Il est même établi, par les recherches de notre collaborateur SHAVER, que les granules ribonucléoprotéiques voient, à la fin de la segmentation, leur constitution changer: alors que leur inoculation dans l'œuf vierge ne provoque pas la parthénogénèse s'ils sont extraits de morulas ou de jeunes blastulas, ils deviennent très actifs à la fin de la segmentation. Si, enfin, on se souvient de ce que MOORE a constaté que la vitesse du développement des hybrides entre Anoures est du type maternel pendant la segmentation et que l'influence du noyau paternel ne se manifeste qu'un début de la gastrulation, on est tout naturellement amené à conclure que c'est à

ce stade précis que les processus de synthèse, contrôlés par le noyau, font leur apparition dans l'œuf. Et il existe déjà de nombreux faits expérimentaux, que nous avons discutés récemment ailleurs, en faveur de l'idée que les granules ribonucléoprotéiques constituent un intermédiaire entre les facteurs nucléaires et la synthèse des protéines cytoplasmiques.

6. *Analyse de la morphogénèse et du métabolisme par le choc thermique.* — Un autre moyen commode pour analyser les relations existant entre la morphogénèse et la biochimie de l'embryon consiste à soumettre l'œuf, à un stade approprié, à un chauffage à des températures « supramaximales » (Hoadley); nous avons constaté, au cours d'expériences récentes, qu'en soumettant des gastrulas de Batraciens à des températures de 36° à 37° pendant une heure, on obtient à volonté soit un arrêt complet et irréversible du développement (sans que la cytolyse ne s'installe avant 3 à 4 jours), soit un blocage réversible: dans ce dernier cas, on constate que le développement s'arrête, mais qu'il reprend après 1 à 2 jours et qu'il conduit à des embryons profondément anormaux. Les anomalies rencontrées sont surtout une forte microcéphalie et une ségrégation imparfaite du chordomésoblaste, se traduisant soit par un développement exagéré de la chorde, soit au contraire par l'absence par places de cet organe (effet comparable à celui du lithium). La moitié postérieure de ces embryons ne montre que des organes axiaux rudimentaires, où il devient impossible de reconnaître même le système nerveux du chordomésoblaste. Le choc thermique semble donc bien toucher à la fois l'inducteur et le réacteur.

Cette conclusion s'est vue confirmée par des expériences d'implantation et d'explantation portant sur des embryons soumis à un choc thermique irréversible: si on greffe l'organisateur d'une gastrula, chauffée de manière à arrêter à coup sûr le développement, dans une gastrula normale, on observe une « revitalisation » du fragment implanté: tout comme l'organisateur d'un hybride létal implanté dans un hôte sain, il se différencie en chorde et induit un système nerveux secondaire. Le chauffage a donc inactivé certaines substances nécessaires à la morphogénèse, mais la synthèse de ces substances reprend au contact de cellules normales. Si, comme l'ont montré d'autres expériences, on combine en explantation des

organisateurs chauffés à de l'épiblaste normal ou, inversement, des organisateurs normaux à de l'épiblaste chauffé, on obtient la formation d'une plaque neurale. Mais cette induction est tardive, le processus de « revitalisation » exigeant du temps.

L'analyse biochimique et cytochimique de ces embryons chauffés a déjà fourni quelques indications précieuses: c'est ainsi que nous avons constaté que le choc thermique irréversible provoque une destruction des granules ribonucléoprotéiques, avec mise en liberté de leur acide nucléique. Il semble bien que ces particules soient particulièrement sensibles à la chaleur et ce fait explique sans doute que la consommation d'oxygène des embryons chauffés soit abaissée de 30 à 40%. Les effets du choc thermique sur le métabolisme glucidique et sur l'ATPase, qui a la réputation d'être particulièrement thermolabile, ne sont malheureusement pas encore connus.

En ce qui concerne l'acide ribonucléique, on constate que le choc thermique irréversible arrête les mitoses en détruisant les fuseaux, riches en acide ribonucléique à ce stade. On assiste ensuite à un affaiblissement progressif des gradients ribonucléiques conduisant finalement à la disparition de toute basophilie cytoplasmique. Dans le cas du choc thermique réversible les gradients sont moins touchés, quoique les cellules en mitose dégénèrent également; au bout de vingt-quatre heures, on note des signes d'hyperfonctionnement des noyaux, dont le contour devient irrégulier, tandis que les nucléoles gonflent et se vacuolisent; à côté du noyau apparaît une masse volumineuse de ribonucléoprotéides cytoplasmiques. Peut-être s'agit-il d'une phase de synthèse de granules ribonucléoprotéiques au contact intime du noyau. Par la suite, les noyaux s'enrichissent en acide thymonucléique, tandis que la masse cytoplasmique basophile se répand dans le cytoplasme; très souvent, elle donne naissance à ce moment à un aster et l'activité mitotique reprend. Les mitoses sont cependant anormales, la lésion primaire paraissant surtout porter sur le fuseau: les divisions pluricentriques sont nombreuses et on rencontre de nombreux noyaux polyploïdes et aneuploïdes. La synthèse de l'acide ribonucléique du cytoplasme reprend également, mais en suivant des gradients dont la topographie est plus ou moins profondément altérée.

Enfin, dans les expériences de greffes ou de combinaisons entre cellules chauffées et cellules normales, on reconnaît sans peine qu'il

se produit un enrichissement progressif en acide ribonucléique du tissu chauffé au cours de la revitalisation. Tout se passe comme si cet acide (ou les enzymes nécessaires à sa synthèse) diffusait des cellules saines vers celles qui ont été chauffées. On reconnaît donc dans ces explantats un net gradient ribonucléoprotéique allant de la zone où les deux fragments sont en contact vers la profondeur.

Ces observations confirment donc la notion que les granules ribonucléoprotéiques et leur organisation en gradients constituent d'importants facteurs morphogénétiques; elles apportent, en outre, un certain appui à l'idée que la synthèse de ces particules se ferait sous le contrôle du noyau. Enfin, elles suggèrent la possibilité que ces granules soient capables de passer de cellule à cellule, à la manière des virus dont ils se rapprochent au double point de vue de leur taille et de leur constitution chimique.

7. *Analyse cytochimique et expérimentale de l'induction.* — Lorsqu'on examine de près la localisation de l'acide ribonucléique au cours de l'invagination du chordomésoblaste, on constate que cette substance tend à s'accumuler à l'interstice entre l'organisateur et le neuroblaste; il en va d'ailleurs de même lors des inductions secondaires (cristallin, par exemple) tant chez les Amphibiens que chez les Oiseaux (Brachet, Gallera). Chez les Urodèles, on remarque que l'acide ribonucléique se trouve particulièrement abondant au niveau de fines expansions hyaloplasmiques qu'émettent les cellules tant au niveau du chordoblaste que du neuroblaste. Certaines images cytologiques suggèrent même la possibilité que les prolongements de certaines cellules chordoblastiques se fusionnent avec ceux des cellules sus-jacentes; mais il est difficile d'être affirmatif à cet égard, en raison des possibilités d'artefacts de fixation.

Quoiqu'il en soit, les images observées montrent clairement qu'il doit se produire un métabolisme nucléoprotéique intense au lieu même où se passent les phénomènes d'induction; il est en outre intéressant de noter que la localisation de l'acide ribonucléique dans les cellules de l'organisateur normal rappelle celle qui s'observe dans des explantats d'épiblaste soumis à des agents cytolysants ou dans l'épiblaste centrifugé: or, nous savons par les travaux de Holtfreter et de Pasteels que l'ectoblaste, lorsqu'il subit une

cytolyse réversible ou qu'on le centrifuge, se différencie fréquemment en système nerveux.

Afin de préciser la question de savoir s'il se produit, au cours de l'induction, un passage de substances entre l'organisateur et le réacteur, nous avons effectué tout récemment une série d'expériences, en collaboration avec Mlle HUGON DE SCOEUX: nous avons, tout d'abord, constaté que si on appose un organisateur coloré vitalement au rouge neutre à de l'épiblaste normal, il se produit une diffusion du colorant dans les cellules primitivement non colorées, à condition que les deux fragments adhèrent par leur surface interne. Il convient de signaler que des expériences de centrifugations fractionnées sur des gastrulas colorées au rouge neutre et broyées ont confirmé l'opinion de VOGT, qui pensait que le colorant se fixe exclusivement sur les éléments figurés de la cellule (vitellus, pigment): nous avons pu préciser qu'une partie du colorant se retrouve aussi dans les granules ribonucléoprotéiques, mais que le liquide surnageant après ultracentrifugation n'en contient pas. Ces observations sont donc favorables à l'idée qu'un passage de substances est possible au cours de l'induction. Mais la signification de ces observations, au point de vue du mode d'action de l'organisateur, se voit fortement réduite du fait qu'on peut faire des constatations identiques lorsqu'on accole de l'épiblaste coloré à un organisateur normal par leurs faces internes: le passage du colorant peut donc se faire indifféremment de l'organisation vers le réacteur ou vice versa.

Une seconde série d'expériences a consisté à intercaler entre l'oganisateur et l'épiblaste des membranes de porosités variables: nous avons tout d'abord observé que l'interposition d'une membrane de cellophane empêche complètement la neuralisation de l'épiblaste. Ce fait démontre que l'induction ne peut être due à la libération d'une substance aisément diffusible et il permet d'exclure une hypothèse que nous avions proposée et suivant laquelle l'acide ribonucléique se transformerait, au cours de l'invagination, en mononucléotides qui diffuseraient dans les cellules sus-jacentes. Les résultats des expériences où des membranes à pores plus grands que ceux de la cellophane (membranes à pores de 50 mμ et de 3,4 μ, qui ont été obligeamment mises à notre disposition par le Dr GRABAR) ont été utilisées n'ont pas encore été analysés en détail: il semble bien que les membranes à pores de 50 m μ arrêtent

l'influx inducteur, tandis qu'on obtient des réactions palissadiques après interposition des membranes à gros pores (3,4 μ); mais il se peut que, dans ce dernier cas, ces réactions ne soient que la conséquence d'une réaction d'irritation provoquée par la présence de la membrane. Dans leur état actuel, ces recherches paraissent bien devoir conduire à la conclusion qu'un contact direct entre l'organisateur et l'épiblaste est indispensable pour la réussite de l'induction.

8. *Signification biologique des granules ribonucléoprotéiques et conclusions.* — En raison de la possibilité, signalée plus haut, que ces particules puissent passer d'une cellule à l'autre à la manière d'un virus, nous avons exécuté récemment, en collaboration avec J. Shaver, une série d'expériences destinées à éprouver cette hypothèse. Notons, avant de les passer en revue, que les données recueillies par Claude et par Porter au moyen du microscope électronique les incitent à trancher par l'affirmative la question de savoir si les microsomes sont des unités douées de continuité génétique.

Une première tentative a consisté à déposer une suspension de granules ribonucléoprotéiques sur la membrane chorioallantoïdienne de l'embryon de Poulet, matériel de choix pour la culture de nombreux virus. On obtient fréquemment de la sorte une réaction de la membrane, qui s'épaissit et s'enrichit en acide ribonucléique; cette réaction fait défaut lorsqu'on « inocule » des particules de charbon animal ayant des dimensions voisines de celles des microsomes. Les réactions sont plus intenses dans le cas des extraits de tissu embryonnaire que dans celui des organes adultes. Il serait toutefois téméraire de soutenir que ces réactions sont l'indice d'une multiplication des particules qui avaient été déposées sur la membrane: nous ne sommes, en effet, jamais arrivés à « inactiver » entièrement ces particules par la chaleur ou les U. V., bien que ces traitements aient cependant un net effet inhibiteur. En outre, des essais préliminaires de Shaver, visant à reconnaître par les méthodes sérologiques la présence en abondance de granules provenant de têtards de Grenouille dans les membranes sur lesquelles ces particules avaient été déposées, se sont avérés jusqu'à présent négatifs. Il semble donc bien que les granules ribonucléoprotéiques agissent, dans ces expériences, plutôt comme une source de facteurs de croissance que

comme des virus. Mais il ne faut naturellement pas déduire de ces expériences négatives jusqu'à présent que les granules ribonucléoprotéiques sont nécessairement dépourvus de continuité génétique.

Nous avons déjà vu précédemment que les recherches de SHAVER lui ont permis de découvrir une propriété importante de ces particules au point de vue embryologique: c'est que leur inoculation dans l'œuf vierge de Grenouille provoque le développement parthénogénétique. Dans d'autres expériences (BRACHET et SHAVER), les granules provenant de têtards ont été injectés dans un blastomère ventral d'une jeune morula de Grenouille: il a été constaté que les cellules issues du blastomère injecté sont en général très riches en acide ribonucléique. Il est fort possible que cet accroissement localisé de la basophilie cytoplasmique soit une conséquence de l'autoduplication de ces particules. Mais l'espoir que nous avions d'obtenir, par le moyen de l'injection de granules ribonucléiques dans un blastomère ventral, des inductions neurales s'est vu trahi: très peu d'embryons doubles ont été obtenus et il est très probable qu'ils résultaient de troubles mécaniques de la gastrulation consécutifs à l'injection.

Signalons, enfin, qu'au cours d'expériences encore inédites, nous avons étudié l'effet sur le développement de sérums spécifiques contre divers extraits, obtenus par centrifugation fractionnée, de têtards d'Amphibiens: il est apparu que le développement des œufs de Grenouille et le battement des cils est rapidement arrêté par le sérum « anti-gros granules » à la dilution 1: 30 à 1: 50; le sérum contre les microsomes s'est montré moins actif, tandis que celui contre les protéines du liquide surnageant n'avait aucun effet.

On voit que nos connaissances sur le rôle biologique et morphogénétique des granules à acide ribonucléique n'en sont qu'à leurs débuts et qu'aucune conclusion ferme ne peut encore en être tirée. Le fait que ces particules donnent des réactions caractéristiques tant dans le cas de la membrane chorioallantoïdienne que dans celui de l'œuf vierge et de la morula indique toutefois qu'ils ont certainement une réelle importance dans la morphogénèse; les expériences faites avec les anti-sérums viennent confirmer cette impression.

Les faits qui ont été exposés plus haut au sujet de la répartition de ces particules le long des gradients morphogénétiques et des altérations que provoquent des interventions expérimentales très

variées (action d'inhibiteurs du métabolisme des acides nucléiques, centrifugation; retournement de l'œuf, précytolyse de l'épiblaste, hybridation, chauffage, etc.) apportent un appui complémentaire à l'idée que ces granules constituent l'un des éléments biochimiques essentiels lors de la morphogénèse primaire et secondaire.

Pour terminer, nous voudrions exposer de façon sommaire la manière dont on peut se représenter l'évolution de ces granules au cours du développement embryonnaire: pendant l'oogénèse, ils se synthétiseraient sous l'influence de la vésicule germinative et ils se répartiraient selon le gradient initial de la polarité primaire de l'oocyte. Après une période de repos correspondant au début de la segmentation, leur synthèse reprendrait au moment où l'activité nucléaire redevient évidente; cette synthèse se déroulerait le long de gradients de plus en plus complexes, peut-être par un processus d'autoduplication. Plus tard se produirait une nouvelle évolution de ces particules qui, conformément à une hypothèse proposée par Chantrenne et qui repose sur des bases biochimiques sérieuses, augmenteraient de taille et se compliqueraient progressivement au point de vue de leur équipement enzymatique. Ce seraient ces « gros granules » qui contrôleraient la synthèse des protéines spécifiques et conduiraient ainsi à la différenciation histologique.

Il ne s'agit là, bien entendu, que d'une hypothèse; ses seuls mérites sont de permettre de se faire une vue cohérente de la biochimie de l'embryon, de reposer sur certaines bases déjà acquises et d'être accessible à l'expérimentation.

BIBLIOGRAPHIE

1. Baltzer, F., Naturwiss., *28*, 177, 1940. — 2. Barth, L. G., Physiol. Zool., *15*, 30, 1942; 3. J. exp. Zool., *103*, 463, 1946; 4. Transact. N. Y. Acad. Sci., p. 108, 1949. — 5. Barth, L. G. et Jaeger, L., Physiol. Zool., *20*, 133, 1947. — 6. Boell, E. J. et Needham, J., Proc. roy. Soc. B., *127*, 356, 1939. — 7. Boell, E. J., Koch, H. et Needham, J., Proc. roy. Soc. B., *127*, 374, 1939. — 8. Brachet, J., Arch. Biol., *45*, 611, 1934; 9. Arch. Biol., *46*, 25, 1935; 10. Arch. Biol., *50*, 233, 1939; 11. Arch. Biol., *51*, 167, 1940; 12. Arch. Biol., *53*, 207, 1942; 13. Ann, Soc. Zool. Belg., *75*, 49, 1944; 14. *Embryologie chimique*, Desoer, Liège, 1945; 15. Cold Spring Harbor Symp., *12*, 18, 1947; 16. Experientia, *4*, 353, 1948; 17. Pubbl. Staz. Zool. Napoli, *21*, 77, 1949. — 18. Brachet, J. et Jeener, R., Enzymol., *13*, 196, 1944. — 19. Brachet, J. et Needham, J.,

Arch. Biol., *46*, 821, 1935. — 20. BRACHET, J. et SHAVER, J. R., Experientia, *5*, 204, 1949. — 21. CHANTRENNE, H., Enzymol., *13*, 213, 1944; 22. Biochim. et biophys. Acta, *1*, 437, 1947. — 23. CHILD, C. M., Physiol. Zool., *16*, 61, 1943; 24. J. exp. Zool., *109*, 79, 1948. — 25. CLAUDE, A., Biol. Symp., *10*, 111, 1943; 26. J. exp. Med., *84*, 51, 1946. — 27. COOPER, R. S., J. exp. Zool., *107*, 397, 1948. — 28. FISCHER, F. G. et HARTWIG, H., Z. vergl. Physiol., *24*, 1, 1936; 29. Biol. Zbl., *58*, 567, 1938. — 30. GALLERA, J. et OPRECHT, E., Rev. Suisse Zool., *55*, 243, 1948. — 31. GRAFF, S. et BARTH, L. G., Cold Spring Harbor Symp., *6*, 103, 1938. — 32. GREGG, J. R., J. exp. Zool., *109*, 119, 1948. — 33. HADORN, E., Arch. Entw. Mech., *125*, 496, 1932. — 34. HALL, T. S. et MOOG, F., J. exp. Zool., *109*, 339, 1948. — 35. HEATLEY, N. G., Biochem. J., *29*, 5264, 1934. — 36. HEATLEY, N. G. et LINDAHL, P. E., Proc. roy. Soc. B., *122*, 395, 1937. — 37. HOADLEY, L. G., Growth, *2*, 25, 1938. — 38. HOLTFRETER, J., J. exp. Zool., *106*, 197, 1947. — 39. JAEGER, L., J. cell. comp. Physiol., *25*, 97, 1945. — 40. KRUGELIS, E. J., Biol. Bull., *93*, 215, 1947. — 41. MOORE, J. A., J. exp. Zool., *86*, 412, 1941; 42. J. exp. Zool., *105*, 349, 1947; 43. J. exp. Zool., *108*, 127, 1948. — 44. PASTEELS, J., Experientia, *3*, 30, 73, 1947. — 45. PERLMAN, P. et GUSTAFSON, T., Experientia, *4*, 481, 1948. — 46. PIEPHO, H., Biol. Zbl., *58*, 90, 1938. — 47. PORTER, K. R., Anat. Rec., *100*, 704, 1948; 48. PORTER, K. R., CLAUDE, A. et FULLAM, E. F., J. exp. Med., *81*, 233, 1945. — 49. POULSON, D. F., Amer. Naturalist, *79*, 340, 1945. — 50. SCHÖNMAUER, W., Arch. Entw. Mech., *138*, 345, 1948. — 51. SHAVER, J. R., Biol. Bull., Biol. Bull., *94*, 78, 1948. — 52. SHAVER, J. R. et BRACHET, J., Experientia, *5*, 235, 1949. — 53. SPRATT, N. J., J. exp. Zool., *107*, 39, 1948; 54. J. exp. Zool., *110*, 273, 1949. — 55. STEFANELLI, A., Arch. Fisiol., *39*, 176, 1939. — 56. TEN CATE, Acta neerl. Morphol., *4*, 385, 1942. — 57. VOGT, W., Arch. Entw. Mech., *106*, 542, 1925. — 58. WOERDEMAN, M. W., Proc. koninkl. Akad. Wetensch. Amsterdam, *36*, 189, 1933.

DISCUSSION

RANZI:

I am not surprised to find that a single factor (temperature) may produce both effects of Li· and SCN′. From morphological researches, in effect (ex. LINDAHL), it appeared that the two actions are not antagonistic. With the viscosimeter method and electron microscope, I observed that SCN′ depolymerizes fibrillar proteins while Li· keeps the fibrillar structure, but modifies protein hydratation.

DALCQ:

1. Pour éclairer le problème du rôle joué par le contact direct entre l'inducteur et le réacteur, il me paraît utile de rappeler que dans la stimulation du blastème mésonéphritique par l'uretère primaire, la

nécessité d'un contact ne paraît pas exister. CAMBAR a même pu mesurer la distance maximale à laquelle pourrait s'exercer le flux inducteur.

2. L'évolution des gradients de basophilie nous a été décrite comme si l'organisation symétrique bilatérale se greffait tardivement sur la polarité. Cette vue n'est à mon sens valable qu'au point de vue de la détection des complexes ribonucléiques, et sans doute celle-ci n'est-elle pas encore complète chez les Amphibiens. Mais j'ai insisté, dans mon propre rapport, sur les autres caractères permettant d'affirmer une symétrisation tout à fait précoce.

3. D'après l'exposé du distingué rapporteur, le métabolisme hydrocarboné serait essentiellement en rapport avec les mouvements cellulaires et fort peu avec la morphogénèse. Une opposition aussi nette est-elle justifiée ? Je pense *a*) à la neuralisation directe du chordomésoblaste par inhibition de la cinématique (TÖNDURY, DALCQ et LALLIER); *b*) au fait que les mitoses accompagnent nécessairement la morphogénèse et que, si l'on peut extrapoler à ce point les travaux de BULLOUGH, elles exigent un métabolisme hydrocarboné; *c*) au fait que les hypomorphoses sont obtenues en déprimant l'activité de la zone dorsale, où ce même métabolisme est le plus intense. Ne faudrait-il pas plutôt chercher à mieux dégager la connexion entre l'utilisation des hydrates de carbone et l'intensification régionale de la basophilie ?

BRØNDSTED:

In preliminary investigations in Planarians I have found that ribonucleic acid accelerates the regeneration of starved animals.

May it be possible, with the method of MIRSKY, to isolate nuclei from various levels of the nervous system and thereby get some informations of possible differences in the nucleic acids ?

RAVEN:

M. MINGANTI a étudié dans notre laboratoire la distribution des acides nucléiques et des phosphatases pendant le développement de la limnée. Il a obtenu quelques résultats qui montrent un parallélisme intéressant avec quelques-unes des données rapportées par M. BRACHET. Dans l'œuf récemment pondu l'acide ribonucléique se trouve surtout dans le cortex; un peu plus tard, il se concentre dans le plasme polaire animal. Par conséquent, les micromères sont plus riches en acide ribonucléique que les macromères. Au stade à 24 cellules, les micromères s'appliquent avec des calottes hyalines contre les macromères au centre de l'œuf; ces calottes sont très riches en glycogène et acide ribonucléique. En même temps, dans quatre macromères, des corpuscules curieux se forment par la fusion de granules; ils sont très riches en acide ribonucléique. Evidemment, à ce stade, un échange de substances entre les cellules a lieu. Il est important que c'est justement à ce stade que le pouvoir de régulation des organes de la tête disparaît, d'après nos expériences au

lithium. Au stade gastrula une synthèse intensive d'acide ribo- et thymo-nucléique commence. Avec le commencement de la différenciation une diversité des cellules se produit. Les cellules formatrices imaginales sont très riches en acide thymo- et ribonucléique, les éléments larvaires fonctionnels (cellules ciliées de l'ectoderme, protonéphridium) ne possèdent que très peu de ces substances. Par contre, on peut démontrer dès ce moment dans ces derniers éléments la phosphatase alcaline, qui semble manquer dans les cellules formatrices et aux stades plus jeunes.

Devillers:

I. Dans les expériences d'interposition de membranes poreuses, les deux portions du sandwich s'accolent par leurs bords. En ces régions les substances inductrices peuvent donc diffuser de l'organisateur vers l'épiblaste. Comment se fait-il que l'induction puisse être empêchée par l'interposition des membranes à faible porosité ?

II. L'étude des œufs télolécithiques montre bien l'importance du métabolisme des glucides au début de la gastrulation.

En effet des blastodermes de poule ou de truite séparés de leur vitellus et cultivés en milieu salin bloquent leur differenciation immédiatement; mais il suffit d'ajouter au milieu du glucose ou des hexoses (Spratt), ou des disaccharides (sauf le *d*-maltose) pour voir le développement, la différenciation s'effectuer. Cet apport de glucides semble permettre la réalisation des mouvements morphogénétiques, mais faut-il songer à cette seule énergie de croissance. A côté d'elle n'existe-t-il pas une énergie de différenciation ?

Töndury:

Wir beschäftigen uns schon seit mehreren Jahren mit der Wirkung männlicher und weiblicher Sexualhormone auf die Primitiventwicklung von Amphibieneiern. Dabei stellte es sich heraus, dass die weiblichen Hormone, wie z. B. Oestradiol, schon den Furchungsablauf beeinflussen, während die männlichen Hormone, wie z. B. Testosteron, erst im Gastrulationsstadium einen deutlichen Effekt zeigen. Beiden Sexualhormonen gemeinsam ist die Störung des Mitoseablaufes (Chromosomenaberration, Ana-Telophasenstörung). Bei Keimen, deren Furchungsablauf behindert war, zeigte die Gastrulation eine deutliche Verzögerung und auch die Neurulation setzte mit deutlicher Verspätung und mangelhafter Formbildung ein.

Verschiedene Beobachtungen an Gewebekulturen wiesen daraufhin, dass die Sexualhormone, welche in wässerigen Lösungen von 1: 500.000 bis 1: 1.000.000 verwendet wurden, den Nucleinsäurestoffwechsel beeinträchtigen, eine Annahme, die sich bei der Durchführung verschiedener spezifischer Färbungen (Pyronin oder Toluidinblau) bestätigt.

Folgende Ergebnisse sind im Anschluss an die wichtigen Befunde von Herrn Brachet von Interesse:

Die Pyroninfärbung fällt bei Gastrulae und Neurulae unregelmässig aus. Das beim gesunden Keim nachgewiesene cranio-caudale und dorsoventrale Gefälle war schwer zu sehen. Die cytologische Untersuchung der Einzelzellen zeigte eine deutliche Störung der normalen Verteilung der pyroningefärbten Körner. Es fehlte die typische Anfärbung der Zellgrenzen und der rote Hof um den Zellkern. Die Körner waren häufig an irgendeiner Stelle der Zelle in grosser Menge angesammelt, so dass das Bild entstand, welches für geschädigte Zellen allgemein charakteristisch ist. Bei Zellen, die sich in Teilung befanden, war die normalerweise intensiv rot gefärbte Spindel kaum nachweisbar.

Die Entwicklungsleistungen solcher Eier sind umso schlechter, je schwächer der Ausfall der Pyroninfärbung ist. Sie scheinen also tatsächlich mit dem Nucleinsäurestoffwechsel zusammenzuhängen. Dabei zeigte es sich, dass die Wirkung nicht erst sekundär ist, sondern als primäre Störung aufgefasst werden muss. Zugabe von Natriumnucleinat in Konzentrationen von 1: 20.000 bis 1: 40.000 verbesserte nicht nur die Morphogenese, sondern auch die Mitosen zeigten ganz wesentliche Normalisierung. Während die gestörten, pathologischen Mitosen bei den durch Hormone geschädigten Keimen bis 80% betrugen, wurde ihre Zahl bei Zugabe von Natriumnucleinat bis auf 20% reduziert.

Diese Beobachtungen zeigen also, dass die Hormone offenbar an Orten gespeichert werden, die reich sind an Nucleoproteiden und sich durch den Gehalt verschiedener Fermentsysteme auszeichnen. Angriffspunkte dürften die Mitochondrien sein. Gewisse Steroide, wie Oestradiol, vermögen deshalb auf den Nucleinsäureauf- und abbau einzuwirken. Die Folgen sind Mitosestörungen, Degeneration des Cytoplasma und schlechte Morphogenese.

Réponses de Brachet dans la discussion de son rapport.

A Ranzi:

Il serait, en effet, intéressant d'étudier les effets du choc thermique sur les protéines fibreuses de l'œuf; cela n'a pas encore été fait jusqu'à présent.

A Dalcq:

Il est certain que les mécanismes de l'induction primaire (neurale) et des inductions secondaires, comme celle du mésonéphros, ne sont pas nécessairement identiques.

En ce qui concerne le rôle possible des ribonucléoprotéides dans la détermination de la symétrie bilatérale, je pensais surtout aux expériences d'Ancel et Vintemberger et à celles de Banki, montrant un afflux de matériel cortical vers le croissant gris. Il me paraît vraisemblable, notamment en raison des résultats que j'ai obtenus dans le cas des protéines à groupes — SH, que les remaniements corticaux peuvent

provoquer une accumulation localisée de granules ribonucléoprotéiques du côté dorsal.

Quant au métabolisme glucidique, il ne faut pas oublier qu'il se poursuit longtemps après la gastrulation; il est bien probable qu'il continue à avoir de l'importance à ce moment, encore qu'on ne puisse exclure la possibilité qu'il s'agisse surtout d'un rôle comme source d'énergie pour les mouvements et migrations cellulaires pendant la neurulation. Les observations de Jaeger me paraissent convaincantes, quand cet auteur montre qu'il se produit aussi une glycogénolyse dans la lèvre ventrale du blastopore, non inductrice cependant; Jaeger a constaté aussi qu'il n'y a pas glycogénolyse lorsque la gastrulation est bloquée ou lorsqu'on travaille sur des explantats, même lorsque ceux-ci sont le siège d'inductions. Tous ces faits indiquent une importance plus grande de la glycogénolyse pour les mouvements cellulaires que pour l'induction neurale proprement dite. Quant au rôle du métabolisme glucidique pendant la mitose, il est certain que la segmentation se fait sans utilisation des sucres; ce n'est qu'au moment où les cellules croissent entre les mitoses successives que le métabolisme glucidique devient peut-être un facteur essentiel. L'importance des relations entre le métabolisme des glucides et celui de l'acide ribonucléique ne m'échappent d'ailleurs pas, puisque j'ai étudié, avec Jeener, les liens entre ces deux types de métabolismes dans le cas de la levure.

A Brøndsted:

L'expérience d'isolement de noyaux que vous suggérez est probablement possible; sa réalisation est toutefois rendue difficile, dans le cas des embryons d'Amphibiens, par la présence des plaquettes vitellines, qu'il est difficile de séparer des noyaux par la méthode de Mirsky (observations personnelles non publiées).

A Devillers:

En ce qui concerne le premier point, il se produit naturellement des inductions neurales au bord du sandwich: mais les inductions s'arrêtent à l'emporte-pièce en face de la membrane et il ne semble donc pas que l'influx inducteur puisse se propager par la face latérale des cellules.

La discussion de la subdivision en énergie de maintien de croissance et de différenciation nous entraînerait fort loin; à l'heure actuelle, il ne s'agit là que d'une interprétation des faits qui satisfait l'esprit, mais qui ne repose encore que sur des arguments expérimentaux assez faibles.

A Brøndsted, Raven et Töndury:

J'ai été extrêmement heureux d'entendre les faits nouveaux et importants qui viennent d'être signalés; ils renforcent et étendent les idées qui ont été exposées dans le rapport sur le rôle des ribonucléoprotéides dans la morphogénèse.



SURVEY OF THE MORPHOGENETIC ACTION OF THE LITHIUM ION AND THE CHEMICAL BASIS OF ITS ACTION

by

Tryggve Gustafson.[1]

Since Herbst (1893) discovered the remarkable effect of Li on the developing sea urchin egg, this ion has constituted an important tool for numerous authors investigating the complex nature of determination and differentiation.

Henley (1946) was able to produce anomalies in *Nereis* by Li treatment. These anomalies are as a rule localized to the ectoderm, especially to the prototrochal region. Thus the number of prototrochal cells is reduced, the apical tuft is lacking, and the prototrochal cilia are longer than usual or absent.

Raven and collaborators (1942 and later, reviewed 1948), have made detailed studies of the action of Li on *Limnea*. Two types of malformations can be produced: head malformations and exogastrulæ. Both kinds are relatively specific for the action of Li and seem to correspond to different periods of maximum sensibility. In the mildest cases the dorsal part of the head is somewhat too narrow and the eyes are closer together than in the normal embryo, etc. In more severe cases the eyes may fuse or disappear and the head is reduced to a little hump over the foot or is almost absent. In all these cases the head alone is involved in the reduction. Finally, forms may arise in which the various parts of the body are hardly recognizable.

In *Loligo* Ranzi (1928) has demonstrated that Li checks the development of stomodæum, the adjacent organs converging and becoming checked. In this way synophthalmi, cyclopi or even anophthalmi may be obtained as in *Limnaea*.

[1] The Wenner-Gren Institute for Experimental Biology, Stockholm.

This plasticity revealed by the Li studies thus approaches the mosaic eggs of annelids and molluscs to those with regulative development. It can be concluded, as RAVEN has done in the case of *Limnaea*, that Li has a depressing influence on a gradient field with its maximum at the animal pole, or, in *Loligo*, at some distance therefrom.

The conclusion which we have reached concerning the evertebrates may be applicable to the *Ascidia* and the vertebrates.

Thus RANZI and FERRERI (1944) found that eggs of *Ciona* which had been treated with Li during the early developmental stages may show a series of anomalies, i. e. reduction of chorda and tail. In severe cases all traces of chorda and tail were lacking or extremely checked exogastrulæ were obtained.

RANZI and JANISELLI (1940-1941) have shown in *Petromyzon* that Li produces embryos with reduction of the chorda and nervous system. These anomalies are very phase-specific, and endodermization of the chorda can be obtained during two different periods, one the early cleavage stages up to a young blastula stage, and the other beginning with the onset of gastrulation.

STOCKARD (1910) has studied Li effects in *Teleostei*, but among the vertebrates it is especially the amphibians which have been the subject of special interest.

In *Triton*, LEHMANN (for literature see LEHMANN, 1945) found that Li acts very selectively on the presumptive chordamesoderm, the median parts of the archenteron roof being non-deliminated laterally and impossible to distinguish from the somite blastem. LEHMANN speaks about a " Somitisierung " of the chorda and partially also of the prechordal plate. His conclusions are confirmed by vital staining experiments and in part at least by HALL's (1942) studies on explantates. LEHMANN concludes that the presumptive chordamesoderm is characterized by a uniform morphogenetic functional state, the chordamesodermal, and Li seems to intervene in the following segregation, promoting the development of the mesoderm. This conclusion is supported by LEHMANN's operative studies on the determination of the chorda. LEHMANN has studied this effect further by Li treatment over short periods of time. During gastrulation, short periods of Li treatment at different times give rise to strictly localized defects in different regions. The regional defects are thus phase-specific. When

LEHMANN compared Li sensitivity and the power of regulation after operative incisions, he found that the maximum sensitivity to Li always appeared shortly before the loss of the power of regulation.

In *Rana*, PASTEELS (1945) also demonstrated a series of hypomorphoses. These may be of very serious type and include not only complete reduction of the chorda, but also of the somites, the first somites being replaced by pronephros tissue. In severe cases even this tissue is lacking, and in extreme cases the three germ layers remain in a completely undifferentiated state. PASTEELS emphasizes that the hypomorphoses decrease in the cephalocaudal and dorsoventral directions, and that they appear, without any relation to the stage (young gastrula-young neurula) at which the eggs are submitted to Li treatment. Thus he cannot demonstrate any phase specificity and concludes that Li changes a uniform factor, which, due to its extension as a gradient field, simultaneously controls the cephalocaudal and dorsoventral development. According to PASTEELS, the same conclusions are also applicable to *Triton* from the older blastula stage up to the young gastrula stages and to *Amblystoma* in the more advanced stages.

Thus there is a definite conflict between two conclusions; on the one hand a distinct phase specificity is alleged to exist, and on the other a uniform Li-sensitive factor which is not changed during the Li-sensible phase.

On the basis of HERBST's studies of the action of Li ions and SO_4-free sea-water on the sea urchin egg and HÖRSTADIUS (1928) operative results, RUNNSTRÖM (1928, 1929, 1931, 1933) founded his hypothesis on the double gradient system. According to this hypothesis, in the direction of the egg axis two antagonistic gradients exist. The determination is controlled by the interaction between these gradients. Li checks the animal one, thus promoting the vegetal. If SO_4 is lacking in the sea-water, the vegetal one is checked and the animal one extends. The relative strength of the gradients controls the extension of the apical taft, the position of the skeleton forming cells, etc. HÖRSTADIUS (1935) and LINDAHL (1936) have presented many facts in support of this hypothesis. RUNNSTRÖM (1933) postulated that the gradients corresponded to animal and vegetal substances, and made some assumptions about the nature of these substances.

Lindahl (review 1942) made it his task to study the metabolic processes which gave rise to these substances. As the sea urchin egg is an aerobic organism, it was plausible to think that respiratory studies might give some information. Quantitative studies of the action of Li on the respiration of intact eggs, studies on the effect of pyocyanine on respiration, calculations of RQ values, model experiments on yeast cells and homogenized sea urchin eggs, etc., led Lindahl to the following conclusion. During the cleavage stages an anaerobic phase of the carbohydrate breakdown is intensified exponentially in the same way as the induction phase of fermentating and respiring yeasts. Li reacts reversibly with some component of this phase, thus checking its further rise in intensity but not the actual intensity. This exponential phase is as a rule the limiting one for the oxygen consumption. Thus the respiratory rate will rise exponentially and Li will check the further rise but not the actual respiratory rate. If Li is added at a later stage, the consequences will thus be of less importance to the respiration than if it is added just before the steep increase in respiration.

The good correspondence between the checking of the respiratory rise and the morphological effects indicates, according to Lindahl, that there is a causal connection between the animal determination and the anaerobic phase.

Lindahl's hypothesis has been criticized by some authors, even himself. For example, some compounds which are said to check carbohydrate metabolism do not have a vegetalizing effect. Or again, Li does not check the respiratory rise at a higher temperature, although the morphological effects are still more pronounced than at normal temperatures. Furthermore no differences in respiratory activity could be demonstrated in isolated fragments when conditions were normal or after addition of Li pyocyanin, potassium cyanide, or glyceraldehyde. An important objection is that the respiratory effect may be an expression of a general retardation of development. Lindahl himself has observed this possibility, but he is of the opinion that the retardation of the cleavage rate is not necessarily an indication of a general retardation. I have found, however, that the hatching process and the rise in alkaline phosphatase are also delayed by Li.

Many of these objections Lindahl meets very convincingly. But he does not exclude the possibility that the checking of the

animal determination by Li may affect other reactions besides the exponential growing respiration.

It seems reasonable to suppose that Li may affect the protein metabolism. To obtain a preliminary orientation concerning this question, I have studied the amount of various amino acids in the egg during normal development and Li development. The analyses have been performed by microbiological methods, the Van Slyke method for determination of amino-N, and paper chromatography, and have included 16 normal and 6 Li-treated stages from 0 to 48 hours old.

The results show that the earlier development until hatching, a period of greatest importance for determination, does not show any distinct changes in the content of the different amino acids in either the normal larvae or the Li larvae. At hatching, the onset of gastrulation, or later during gastrulation a more or less distinct reduction of some amino acids occurs, whereas others show a rise and still others a constant level from egg to pluteus. After Li treatment the changes are as a rule less distinct and appear later than in the normal development stage. The analysis of total amino-N with the Van Slyke apparatus supports the microbiological results.

After analysis with the Van Slyke apparatus the non-protein amino-N shows the same tendency as the total amount, i.e. a certain drop occurs during gastrulation in the normal larva. No changes occur during the Li development. Calculations on the basis of these values indicate that the drop in the free amino-N is due to a peptide synthesis, beginning at gastrulation, or some other transformation of free amino-N into non-amino-N. This peptide synthesis thus starts at gastrulation in the normal larvae, but is entirely lacking during Li development.

Paper chromatography of the non-protein amino acids shows distinct, rapid disappearance of free glutamine at about the time of the onset of gastrulation. This drop occurs in normal as well as in Li material.

My investigations have also included some enzymatic changes during development.

The alkaline phosphatase, which seems to be of great importance during the protein synthesis (Bradfield, 1947), especially the synthesis of fibrous proteins, shows very weak activity until the

primary mesenchyme begins to appear at the vegetal pole. Then there is a very rapid rise in activity gradually reaching a constant level at about 30 hours. After Li treatment (5% isotonic Li solution in 95% sea water) the curve is exactly the same but about 1 hour delayed.

The acid phosphatase shows great activity even immediately after fertilization, and according to preliminary analysis the changes do not seem to be very distinct and Li seems not to have any pronounced effect.

The cholinesterase (AUGUSTINSSON and GUSTAFSON, 1949) is lacking in the unfertilized egg and begins to appear in small amounts before hatching, after which there is a rise which begins to be especially intensive after the end of gastrulation. The Li curve is quite the same as the normal one up to about 18 hours but remains on the 18 hour level until about 30 hours, after which the rise reappears. The long pause in the synthesis seems to depend upon the lack of ectoderm, and the rise after the pause may be correlated with the development of the functions of the intestine. I. e., there appears to be a close connection between the functional development of the organs and the synthesis of the enzyme. Perhaps the increase in activity may be the effect of an enzyme adaptation.

Serological studies (PERLMANN and GUSTAFSON, 1948) fail to demonstrate the appearence of new antigens before 12 hours, i. e. an early gastrula stage. Between this and the 48 hour stage new components appear, both during normal and Li development.

Summarizing and adding some results from other authors, we obtain the following picture. Before gastrulation, when determination proceeds, no profound changes in the proteins seem to take place, at least according to my investigations. Gastrulation seems to be an important mile-post during development. Then the alkaline phosphatase shows a rapid rise in activity, glutamine disappears, an indication that protein synthesis is beginning ,and amino acids are synthesized or generally combusted, which is in harmony with the respiration curve and perhaps with the fact that sulphate begins to be needed by the vegetal parts, apparently in connection with detoxication of aromatic amino acids. The vegetal reduction gradient indicates new localized processes. Eggs after disperm or heterosperm fertilization show signs of disorder at this time, the nuclei begin to show a strong Feulgen reaction (BRACHET review,

1944), and the nucleoli begin to enlarge (MONNÉ, unpublished). All these facts indicate that at this time the nucleus begins to control the synthetic activity which is the basis of differentiation.

RANZI and collaborators (review, 1949) have studied the problem of Li action by other methods. Li has a vegetalizing effect, and causes hypomorphoses in the amphibian egg, but its action is not absolutely unique, as e. g. RAVEN et al. (1948) and RANZI and collaborators (see 1949) have shown. Thus NaCl, Na_2SO_4, $MgCl_2$, sodium tartrate, and ethyl alcohol may give a more or less pronounced effect in certain eggs. NaSCN has the opposite effect but this is not specific for this ion, methylene blue, pyocyanine, and a series of other compounds (RANZI and collaborators, see 1949) giving the same effect, although not so pronounced as SCN. Ranzi et al. have studied the influence of these animalizing and vegetalizing compounds on the viscosity of various proteins in KCl solution. They have demonstrated that Li and other vegetalizing compounds raise the viscosity in certain extracte from amphibian eggs, sea urchin eggs, myosin, SZENT-GYÖRGYIS' structure protein I, and NEEDHAM's euglobin *b*, i. e. in protein solutions which contain fibrous proteins or proteins with a tendency to be converted into the fibrous state. SCN and substances with the same morphological action decrease the viscosity of these solutions. After the addition of Li or SCN solutions containing globular proteins show a rise in viscosity. Na-thymonucleinate (LAWRENCE et al., 1944) and nucleohistone (REBUFFAT and BRACHET, 1947), both with fibrous molecules, show the same changes in viscosity as the fibrous proteins.

With the aid of the electron microscope RANZI and collaborators have also studied the effects of Li and SCN on KCl solutions of myosin. They have demonstrated that SCN and Li have quite different effect on the picture, SCN causing a loss of the fibrillar structure, whereas Li causes a very clear fibrillar appearence. These results are in good agreement with the viscosity measurements and with DAINTY et al's (1944) studies of flow birefringence in myosin after treatment with these salts.

From these results RANZI et al. conclude that proteins of fibrous nature or with fibrous trend, i. e. euglobulin *b*, play an important rôle in determination, and that in some way Li and SCN act directly on these molecules.

That the ionic milieu plays an important rôle in the " molecular population " (WEISS, 1947) is also demonstrated by the following investigations. RUNNSTRÖM (1928) found that potassium counteracts the vegetalizing effect of Li. LINDAHL (1934, 1936) has studied how potassium antagonizes Li as regards the respiratory effects, and concludes that Li displaces K in some important position, thereby causing its effect. LINDAHL (1940) also demonstrated how formic, acetic, and lactic acid fortified the morphological effect of Li. The fact that CO (RUNNSTRÖM, 1932) KCN, and partial anaerobi (LINDAHL, 1936, 1940) have a similar effect might, according to LINDAHL (1940), be due to the acids which appear in the egg during these conditions. MALM (1949) has shown how many acids, especially HF, formic acid, acetic acid, and to some degree also lactic, citric, and tartaric acid may force K out of the yeast cells. The action of the first mentioned ions is very pronounced. Thus the effects of acids in LINDAHL's experiments may be due to their power of interfering in the K distribution as Li itself does.

At the onset of gastrulation profound chemical changes appear. During determination, on the other hand, nothing happens, according to my own protein studies. But we must assume that synthesis of vital importance to determination taken place even during the cleavage stages. Li may check some of these in the same way as it checks the exponential respiratory rise. It is impossible to say as yet what synthesis Li checks. But it may be of value to examine some possibilities.

The alkaline phosphatase (BRADFIELD, 1947) always seems to appear when fibrous proteins are elaborated, but seems to be absent in glands which produce proteins of a more globular type. It has been supposed to be a part of the system liberating the finished fibrous product from a nucleic acid complex. Such fibrous proteins may then build up structures and be of importance at the cell stretching, gastrulation, etc. Following Li treatment it is evident that the formation of such fibrous structure proteins has been checked. (The tuft of stereocilia in *Nereis* and echinoderm larvae disappears, cell stretching is incomplete, and gastrulation is abnormal even if Li treatment has begun so late that there is no vegetalization). On the other hand, synthesis of globular cholinesterase is not checked. As the elaboration of alcaline phosphatase is not checked by Li, this ion seems to interfere somewhat earlier

in the chain of processes leading to the elaboration of fibrous structure proteins.

The animal and vegetal substances may be synthesized during a process which is intensified exponentially, and these substances may direct the protein synthesis during the differentiation. Populations of protein molecules of new specificity might be built up under the influence of these substances, and at the onset of differentiation, when the conditions for a rapid protein synthesis appear, rapid growth of these populations might take place (Runnström, 1949). Another possibility is that the animal and vegetal compounds control, by substrate supply or in some other way, the growth of some populations of self-reproducing particles, perhaps of nucleoprotein nature.

Certain substrates, such as lactate, pyruvate, phosphogluconic acid, and propanediolphosphate, have a fortifying influence on the animalizing of animal fragments (Hörstadius and Gustafson, 1947). This may indicate that a process comparable to enzyme adaptation may play an important rôle in this preliminary synthesis during the determination period.

The changes which appear during the determination may be quantitatively unimportant. The mutual proportions of the molecular populations built up during this phase may, however, determine the proportions of the definitive populations of protein molecules mass-reproduced during differentiation.

If potassium is displaced to a certain degree by Li, acids etc., some fibrillar elements, proteins, or nucleoproteins, may aggregate; i. e. the internal surfaces of the eggs may be reduced, resulting in a diminished production of the self-reproducing or non-self-reproducing elements which will be mass-reproduced at differentiation. A more specific checking of certain enzymes may also have an important additive effect.

During the differentiation in the sea urchin egg Li causes an inhibition of the development of the arms etc., according to Lindahl unspecific effects. This may be an indication that even during differentiation Li checks the protein synthesis, perhaps by the same mechanism as during the determination. The defects are, however, more locally restricted in this case, i. e. appear in loci where the protein synthesis is rapid.

If the preliminary protein synthesis is checked by Li, a prolonged

Li action may successfully check the further reduplication of the elements, the starting point for this synthesis now being very unfavourable. This can perhaps explain why in the sea urchin egg weak Li solutions without a pronounced effect if the treatment is restricted to the determination period may have very grave effects if the treatment is prolonged during differentiation.

When the power of regulation is lost in an organ rudiment, this may at least partially be the result of the formation of a structure protein skeleton. Before this period an intensive protein is likely to occur which finally results in the crystallization of some organ structures. Li treatment immediately before the regulative capacity is lost might thus give rise to grave local, phase-specific consequences like those LEHMANN found in *Triton*.

If, on the other hand, Li treatment is confined to the earlier stages, the production of the morphogenetic substances is checked or the building up of the preliminary populations is more directly affected. Such treatment must have more general and less phase-specific effects, i. e. including cephalocaudal and dorsoventral hypomorphoses or vegetalization etc., as PASTEELS found in various species. As determination and differentiation may overlap, the effects may be a mixture of cephalocaudal and dorsoventral hypomorphoses and locally restricted phase-specific defects.

Could this discussion perhaps explain the conflict between the results of LEHMANN and PASTEELS ?
During the cleavage stages in amphibians (PASTEELS, 1945) the eggs are very easily damaged by Li, a condition that has been a serious handicap in the study of early Li effects. PASTEELS, however, has demonstrated that, until the blastula stage is reached, treatment of *Rana* eggs causes hypomorphoses of a divergent type. Besides chaotic segregation of chorda and somites, ventrodorsal hypomorphoses are produced. After this period the hypomorphoses are cephalocaudal and dorsoventral. According to PASTEELS the blastula stages represents a milestone in the formation of the morphogenetic field. Li can, evidently, also check the early reaction, giving rise to this morphogenetic field in the amphibians.

Thus Li may check development on different levels, e. g. in the building up of the morphogenetic fields or gradients, the control of the earlier synthesis by this fields, and the mass-reduplication of some elements.

The double period of chorda sensitivity, *Petromyzon*, may be a manifestation of the power of Li to check synthesis, perhaps especially protein synthesis, whenever synthesis goes on.

The Li effects on the development may be a complex phenomenon. Besides the reduction of the internal surfaces as a result of an aggregation of fibrillar elements (RANZI and collaborators), a more specific checking of certain enzymes (LINDAHL) may be important. In some species the ooplasmic segregation may be disturbed (RAVEN, 1942; COSTELLO, 1948; HENLEY, 1946), etc.

Besides the effects of Li on cell-stretching and gastrulation, Li checks only the animal determination processes. During animalization the organ limits become more and more difficult to move the more nearly they approach the vegetal pole (LINDAHL, 1936). On the basis of operative experiments HÖRSTADIUS (1936) concludes that determination proceeds from the vegetal to the animal pole. In *Nereis*, *Limnaea*, and *Loligo* only some defects in the ectodermal aerea can be produced. All these facts may indicate that the vegetal processes in the egg begin earlier than the animal processes, perhaps to some degree even before fertilization. Then Li could perhaps also check vegetal processes if the eggs were exposed early enough. The more invasive character of the vegetal processes and the somewhat more defensive character of the animal processes may be the result of these circumstances. The power of Li to check synthetic processes according to this idea would be still more general than we have hitherto suspected.

Conclusion.

1. Li may give rise to grave abnormalities in the developing egg of various evertebrates and vertebrates.

2. By Li treatment more general effects may be obtained, e. g. the limits between the presumptive organs may be shifted, or more localized defects may appear.

3. The displacement of potassium by Li may be the primary effect.

4. The displacement of potassium may result in a coarsening of the fibrous elements in the cytoplasm, i. e. a reduction of

the inner surface, as well as a specific checking of some enzymes.

5. These changes may effect the rate of various synthetic reactions in the processes of determination and differentiation.

6. The result in either case would be diminished production of certain structure proteins.

REFERENCES

Augustinsson, K.-B. and Gustafson, T. with discussion by Gustafson, T., 1949, in press. — Brachet, J. *Embryologie chimique*, Paris and Liege. — Bradfield, J. R. G. 1947, Proc 6th Internat. Congress Exp. Cytology, Stockholm. — Costello, D. P. 1948, Ann. Acad. Sc. New York, *49*. — Dainty, M., Kleinzeller, A., Lawrence, A. S. C., Miall, M., Needham, J., Needham, D. M. and Shenl, S. C. 1944, J. Gen. Physiol., *27*. — Hall, T. S. 1942, J. Exp. Zool., *89*. — Henley, C. 1946, Biol. Bull., *90-91*. — Herbst, C. 1892, Ztschr. Wiss. Zool, *55*. — Hörstadius, S. 1928, Acta Zool., *9*; 1935, Pubbl. Staz. Zool. Napoli, *14*; 1936, Arch. Entw.-mechan., *135*. — Hörstadius, S. and Gustafson, T. 1947, Zool. bidrag från Uppsala, *25*. — Lawrence, A. S. C., Miall, M., Needham, J. and Shen, S. C. 1944, J. Gen. Physiol, *27*. — Lehmann, F. E. 1945, Einführung in die Physiol. Embryol., Basel. — Lindhal, P. E. 1934, Naturwiss., *22*; 1936, Acta Zool., Stockholm, *17*; 1940, Arch. Entw.-mechan, *140*; 1942, Quart. Rev. Biol., *17*. — Malm, M. 1949. In press. — Monné, L. Unpublished. — Pasteels, J. 1942, Bull. Acad. Roy. Belg. Cl. Sci., *28*; 1945, Arch. Biol., *56*. — Perlmann, P. and Gustafson, T. 1948, Experientia, *4*. — Ranzi, S. 1928, Pubbl. Staz. Zool. Napoli, *9*. — Ranzi, S. and Janeselli, L. 1940, R. Ist. Lombardo (Rend. Sc.), *73*; 1941, R. Ist. Lombardo (Rend. Sc.), *74*. — Ranzi, S. and Ferreri, G. 1944, Boll. Soc. Ital. Biol. Sper., *19*. — Ranzi, S. 1949, Acidi Nuclei, Proteine e Differenziamento Normale e Patologico, Turin. — Raven, Chr. P. 1942, Proc. Nederl. Akad. Wetensch., Amsterdam, *45*; 1948, Biol. Rev., *23*. — Rebuffat, P. and Brachet, J. 1947, Experentia, *3*. — Runnström, J. 1928, Acta Zool., *9*; 1929, Arch. f. Entw.-mechan., *117*; 1931, Arch. f. Entw.-mechan., *124*; 1932, Protoplasma, *15*; 1933, Arch. f. Entw.-mechan., *129*; 1949, Lecture in Cambridge. Not published. — Stockard, G. R. 1910, Am. J. Anat., *10*. — Weiss, P. 1947, Proc. 6th Internat. Congress. Exp. Cytology, Stockholm.

DISCUSSION:

NIEUWKOOP:

1. In addition to the extensive survey on the Li influence on the sea-urchin egg, I will mention some preliminary results of the influence of this ion on the " mosaic " egg of the Ascidians. The egg of the *Ascidia malaca* shows two sensitive phases for the Li-ion, one directly after fertilization and one at the 16/32 cell-stage. In the first sensitive period pure exo-gastrulation phenomena are evoked, while in the second one characteristic reductions and doubling of the tail appear. The first malformation, which seems to be a rather non-specific one, has probably nothing to do with the respiration of the egg, whereas the second one must have a direct or indirect relation with respiration processes. Anaerobiosis does, namely, strongly increase the effect of Li, whereas a high oxygen supply can reduce its effect up to zero.

2. The course of development, of the gradients in nucleic acid content in the amphibian egg during gastrulation, demonstrated by BRACHET, may give us another possibility for explaining the *cranio-caudal* reduction of the central nervous system after Li treatment, which reduction cannot be understood quite well by assuming a general lowering of a gradient in the archenteron roof, having its highest value at its *cranial* top. I will call attention to the fact, mentioned by BRACHET, that there exists a " primary " gradient in the invaginated archenteron roof, decreasing in *caudo-cranial* direction. This gradient changes afterwards into a " secondary " one, which has a decline in opposite, *cranio-caudal* direction, thus similarly to that in the overlying ectoderm. Assuming that the Li-ion causes a lowering of these gradients, and that beneath a certain threshhold value in the nucleic acid activity of the underlying archenteron roof an inductive influence upon the overlying ectoderm can no more be exerted, a lowering of this " *primary* " gradient will indeed result in a falling-out of its lowest parts, namely the cranial segments (PASTEELS), while a lowering at the time of changement of the primary into the secondary gradient may give rise to local regio-specific reductions of the central nervous system and archenteron roof (LEHMANN). This will, however, be nothing more than a suggestion for further analysis.

RANZI:

During researches, now in press, we studied the viscosity of euglobulin $a + b$ solutions, a protein which can show fibrillar particles and that we extracted from *Arbacia* eggs. We added to this euglobulin $a + b$ different substances, at concentrations inducing animalisation or vegetalisation, or at a concentration allowing a normal development.

NaSCN, NaI, *p*-nitrophenole, methylene-blue, thionine, Na_2SO_4 (the latter at 0,016 mol.) induce a decrease in specific viscosity of these solutions superior to 14%; all these substances are animalising factors.

LiCl, $MgCl_2$, ethyl alcohol, Na-tartrate (neutral), Na_2SO_4 (at 0,3 mol. concentration), Na-pyruviate (at 0,2 mol. concentration) induce instead an increase of the specific viscosity above 28%; all these substances are vegetalising factors.

KCl, colchicine, NaF, dl-glyceraldehyde, Na-citrate, induce an increase in specific viscosity between 17% and 27%. These substances induce a light vegetalisation, but NaF shows no effect, probably because it can not permeate the cells (CaF_2 precipitate).

KCN, $HgCl_2$, phloridzin, neutral red, sodium monojodacetate induce changes of viscosity inferior to the ones above mentioned, and do not induce animalisation or vegetalisation.

Na-pyruviate at low concentrations does not sensibly influence the viscosity, but induces animalisation. Such a finding shows that, besides the protein behaviour, also the carbohydrate metabolism is related to the animalisation.

Brøndsted:

In 1937 (*Entwicklungsphysiologische Studien über Spongilla lacustris.* Acta zool.) I have shown that LiCl has a strongly vacuolizing effect on the cytoplasm of extended cells. This seems to sustain the hypothesis set forth by Ranzi that Li coarsens the proteins, in fact gelifies the cytoplasm (synerezis). In the same paper it is stated that KCl has the opposite effect. In sponges LiCl has the morphogenetic effect that ciliary chambers are not made. Perhaps this is due to the same underlying cause: the inability of the cells to move and divide properly due to the gelification of the cytoplasm. And in Planarians under regeneration I have shown (Arkiv f. Zool., 1942) that supernumerary eyes are formed in LiCl. It is possible that this is due to the circumstance that Li inhibits some cell movements and divisions and so give several cell groups in the time-graded field the opportunity to start a sort of independent regeneration. I therefore incline to think that the action of Li upon cytoplasm is of a more general, physical, nature, rather than a specific one acting, say, on a specific link of the respiratory enzyme chain.

Raven:

It has been shown that lithium influences various metabolic processes (Swedish school), on one hand, whereas it has an effect on the physical properties of the components of protoplasm (Ranzi), on the other. It is too early, in my opinion, to decide if these two groups of phenomena are interdependent, and if so, which of them is the primary effect. However, all observations concerning this question are of importance. In the egg of *Limnaea*, the first *visible* effects of a lithium treatment can be explained by a change in the state of hydration of some components of the cell (chromosomes, asters).

The assumption that the lithium ions in the cell take the place of potassium ions has not yet been proved experimentally, as far as I know. This question is now studied in our laboratory by Mr. BEZEM, by a spectrophotometric determination of lithium, sodium and potassium in amphibian eggs after lithium treatment.

TÖNDURY:

Lithiumversuche an Amphibiengastrulae haben im wesentlichen die Befunde von PASTEELS bestätigt. Es zeigte sich trotz Anwendung konstanter Temperaturen keine Uebereinstimmung mit den Ergebnissen von LEHMANN. Um die Wirkung des Lithium auf das Chordamesoderm zu prüfen, haben wir auch Transplantationsversuche durchgeführt mit Material von Gastrulae, die der Lithiumwirkung ausgesetzt worden waren. Es liess sich u. a. eine auffallend schwache Induktionswirkung solcher Transplantate nachweisen; die Differenzierung des Transplantates war wider Erwarten variabel. Nicht selten kam es zur Differenzierung einer grossen Chorda, die aber im darübergelagerten Ektoderm keine, oder nur eine minime Neuralreaktion auslöste. Da die Lithiumwirkung nicht mit 100%iger Sicherheit bei allen dem Lithium ausgesetzten Keimen eintritt, ist aber die Deutung der Ergebnisse mit Transplantationsversuchen mit Vorsicht vorzunehmen.

DEVILLERS:

Le fait que K favorise l'action du Li tient, en partie, à ce que ces deux ions ramollissent les membranes et augmentent leurs actions, ce qui permettrait au Li de pénétrer plus facilement dans les cellules que lorsqu'il agit seul.

Au contraire Ca, qui durcit les membranes, gêne l'action du Li.

LEHMANN:

1. Die Differenzen in den Resultaten von PASTEELS und mir dürften wahrscheinlich in der Verschiedenheit der Versuchsanordnung begründet sein. Deshalb ist der Versuch einer einheitlichen Interpretation noch verfrüht.

2. Ein wichtiger Angriffspunkt der Li-Wirkung könnte auch an einer Stelle des Phosphatumsatzes gesucht werden, da Li-phosphate schwer löslich sind.

3. Die Hypothese von GUSTAFSON, wonach die Vermehrung bestimmter Gruppen autoreproduktiver Elemente der submikroskopischen Biosomenpopulation durch Li gehemmt werden könnte, ist wertvoll, da sie experimentell geprüft werden kann. Hier kann das Elektronenmikroskop wertvolle Dienste leisten.

GUSTAFSON:

To LEHMANN:

That Li may have a profound influence on the phosphate turnover in the cell is apparent from the studies of LINDAHL and LINDBERG (Nature, *157*, 335, 1946). These authors have demonstrated an accumulation of inorganic pyrophosphate in the yeast cell as a result of Li-treatment.

CHIMÄREN UND MEROGONE BEI AMPHIBIEN

von

F. BALTZER [1].

Die nachfolgenden Ausführungen sind in verschiedener Weise mit den allgemeinen Problemen des Symposions verknüpft: Soweit sie sich mit xenoplastischen Chimären beschäftigen, betreffen sie sie Probleme der Induktion, Affinität, Kompetenz. Gleichzeitig sind solche Chimären Beispiele für entwicklungsphysiologische Parallelen zwischen Vertretern der beiden grossen Amphibiengruppen, der Urodelen und Anuren und berühren auf diesem Wege das Problem der Makroevolution. Der grösste Teil dieses Materials stammt aus xenoplastischen Experimenten meiner Mitarbeiter und mein Dank geht im besonderen an die Herren G. ANDRES, H. ROTH und G. WAGNER.

Der zweite Teil meiner Ausführungen beschäftigt sich mit dem Kern-Plasmaproblem letaler Artbastarde. Auch hier stellt sich das Problem der Vertretbarkeit von Entwicklungsfaktoren zwischen verschiedenen Amphibienarten, beim Bastard jedoch, verglichen mit Chimären, im viel empfindlicherem und engeren Rahmen des internen Zellsystems. In gewissem Grad ergänzen sich die beiden Versuchsgruppen.

Vorauszuschicken ist eine Nomenklaturfrage: Seit geraumer Zeit bezeichnet man jene Gene als homolog, die bei verschiedenen Tiertypen entsprechende Prozesse auslösen oder kontrollieren, z. B. die Bildung entsprechenden Pigments. Man könnte im gleichen Sinne entwicklungsphysiologische Faktoren auch bei xenoplastischen oder heteroplastischen Chimären als homolog bezeichnen, wenn sie an entsprechenden Entwicklungsprozessen beteiligt sind. Im folgenden sollen solche äquivalente Faktoren jedoch nicht als

[1] Zoologisches Institut der Universität, Bern.

homolog, sondern als homodynam bezeichnet werden. Der Begriff homolog hat in der vergleichenden Anatomie einen bestimmten rein morphologischen Sinn, der eng mit stammesgeschichtlicher Verwandtschaft verbunden ist (vgl. z. B. LUBOSCH, 1925, S. 78; NAEF, 1931; BOYDEN, 1943; HAAS und SIMPSON; 1946, SZARSKI, 1949). Entwicklungsphysiologischen Betrachtungen aber ist er prinzipiell fremd. So drängt sich ein anderer Terminus auf. Als „homodynam" seien darnach entwicklungsphysiologische Faktoren bezeichnet, die sich bei verschiedenen Tierformen vertreten können. Demgegenüber sollen als „nicht homodynam" oder „spezifisch" diejenigen Faktoren bezeichnet werden, die entwicklungsphysiologisch nicht äquivalent sind [1].

I. EMBRYONALE XENOPLASTISCHE TRANSPLANTATIONEN ZWISCHEN *Triton* UND ANUREN *(Bombinator, Xenopus, Hyla)*.

Das xenoplastische Experiment fordert zu vergleichend-entwicklungsphysiologischen Betrachtungen und damit auch dazu heraus, die vergleichend-anatomische Erscheinung der Homologie nach der entwicklungsphysiologischen Seite hin weiter zu analysieren. Dies hat SPEMANN schon 1915 getan. Jetzt liegt wesentlich mehr Material vor. Die Frage lautet für unser Material genauer formuliert: Wie und in welchem Umfang kommen in der Embryonalentwicklung der xenoplastischen Partner homodyname und nicht homodyname Faktoren vor ?

Dass Induktionen in bemerkenswertem Mass homodynam für grössere Tiergruppen sind, ist seit den klassischen heteroplastischen und xenoplastischen Versuchen SPEMANNS (1936 u. a. O.) und HARRISONS (1935 u. a. O.) allgemein bekannt. Homodynam können aber auch andere entwicklungsphysiologische Faktoren sein. Als solche seien hier genannt:

die Kompetenzen, d. h. die Fähigkeiten bestimmter em-

[1] Homodynam ist auch in vergleichend-anatomischem Sinn schon gebraucht worden für die wiederholte Ausbildung desselben Organs innerhalb des gleichen Organismus, z. B. der Wirbel.

Der Ausdruck ist in dieser Verwendung ziemlich sinnlos. Die Termini „serial homology" (OWEN) oder „homonom" sind zweckmässiger. Umsomehr wird man den Begriff homodynam als entwicklungsphysiologischen Begriff gebrauchen dürfen ohne Verwirrung zu stiften.

bryonaler Gewebe, auf induktive Reize hin mit bestimmten Entwicklungsprozessen zu reagieren.

die Zell- und Gewebeaffinitäten als Eigenschaften des Kontakts oder der Sonderung. Sie spielen, wie Holtfreter gezeigt hat, eine wichtige morphogenetische Rolle (HOLTFRETER, 1939; vgl. LEHMANN, 1945).

die Faktoren der Anregung zur Zellteilung, von denen quantitativ die Bereitstellung embryonalen Materials abhängt.

In den folgenden Ausführungen soll sich das Augenmerk vor allem denjenigen Organen zuwenden, deren Entwicklung bei den beiden Amphibiengruppen schon in frühen Larvenstadien verschieden ist. Der Kürze wegen sind die Ergebnisse in 2 Tabellen kondensiert. Tabelle 1 gibt eine Uebersicht über verschiedene in den letzten Jahren im Berner Institut durchgeführte Versuchsreihen. Das xenoplastische Material kann dabei in allen Stadien vom Wirtsgewebe unterschieden werden. Die Anurenkerne sind kleiner und blasser als die Tritonkerne entsprechender Gewebe gleichen Stadiums (GEINITZ, 1925, HOLTFRETER, 1935 u. A.).

Von Tabelle 1 seien hier nur die Experimente 2 und 5 näher besprochen.

Experiment Nr. 2: Xenoplastische *Bombinator*-Labyrinthe können sich in *Triton* mit typischer Morphogenese und Histogenese bis zu normaler statischer Funktion entwickeln (ANDRES, 1948-1949; BALTZER et al., 1949). Für dieses Organ ist also das entwicklungsphysiologische System bei den beiden Partnern über eine weite Strecke homodynam. Dies gilt auch für relativ späte Prozesse der Labyrinthentwicklung, wie folgendes Beispiel zeigt. Nachdem sich im *Triton*-Kopf auf Grund von dessen Induktionen ein xenoplastisches häutiges *Bombinator*-Labyrinth entwickelt hat, induziert dieses rückwärts im Wirtsmesoderm eine entsprechende knorpelige Labyrinthkapsel. In dieser wird am richtigen Ort auch die typische Fenestra vestibularis ausgebildet, in der später das innere Ende der Columella liegen würde, die aber ihrerseits nur den Anuren zukommt.

Gegenüber den homodynamen Anteilen sind andere Elemente im Entwicklungssystem des xenoplastischen Labyrinths artspezifisch: so die Einzelheiten der Form, die Besonderheiten der Otolithen, Wachstumsbetrag und -Geschwindigkeit.

TABELLE 1.

Beispiele für herkunftsgemässe und wirtsgemässe Entwicklung bei Tritonchimären mit Anuren-Implantat.

I. Anuren-Transplantat (und Spenderstad.)	II. Leistungen des Transplantats (*Bombinator, Hyla, Xenopus*)	III. Herkunftsgemässe Charaktere	IV. Wirtbedingte Charaktere	V. Bemerkungen. Degeneration des Xenoplantats
1. Neuralplatte (junge Neurula).	Rumpfneuralrohr (ROTH).	Entwick. geschwindigk., Dotterabbau, histolog. Eigenschaften.	einige gröbere Formeigenschaften.	Degeneriert in Stad. Gläsner 39-41 (Vord. beine 2 Zehen).
2. Dorsolaterales Kopfektoderm (Gastrula).	funktionierendes Labyrinth (ANDRES).	Entwick. geschwindigk., Form, Otolithen.	Norm. topograph. Einordnung in Kopf; N. VIII mit Nachhirn verbunden.	Häutiges Bo-Labyr. induziert in Trit.-Mesod. knorpelige Lab. kapsel. Degen. in Stad. 42-47 (VB. 3-4 Zehen).
3. Dorsolat. Kopfektoderm (Gastrula).	Anteile an Hirnnerven V, VII, IX, X (ANDRES).		in Hirnnerven-Topogr. d. Wirtes weitgehend eingeordnet.	Starke Affinität zwischen Implantat- u. Wirtszellen. Degen. in Stad. 43-49. (VB. 3-4 Zehen).
4. Neuralwulst (Neurula).	Melanophoren (BALTZER).	Form, Zahl, Farbe.	Teilw. in Wirtsmuster eingeordnet.	Degen. in St. 50 (HB. 4 Zehen).
5. Neuralwulst oder nicht unterlagertes Gastrulaektoderm (Neurula oder Gastrula).	Visceralskelett[1]: Trabekel; Palatoquadr; Mandib; Rostralia; Hyoid; Zahnpapillen[2] (WAGNER).	Entwick. geschwindigk., Verknorpelungsphase; ⊵ spez. Form (Bo. PQ. m. 3 Fortsätzen, Mandib.) Spez. Elemente: Rostralia.	In Topogr. des Wirtskopfes weitgeh. normal eingeordnet.	Starke Affinität zwischen Implantat- und Wirtszellen: Gemischte Knorpelbogen.

[1] Vgl. Abb. 1—4.
[2] Siehe Tab. 2.

In Stadium Glässner 42-47 (Vorderbeine der Larve mit 3-4 Zehen) degenerieren diese fremden Labyrinthe. Das Problem der xenoplastischen Degeneration soll jedoch hier nicht besprochen werden. Es ist charakteristisch, dass der Zerfall bei den verschiede-

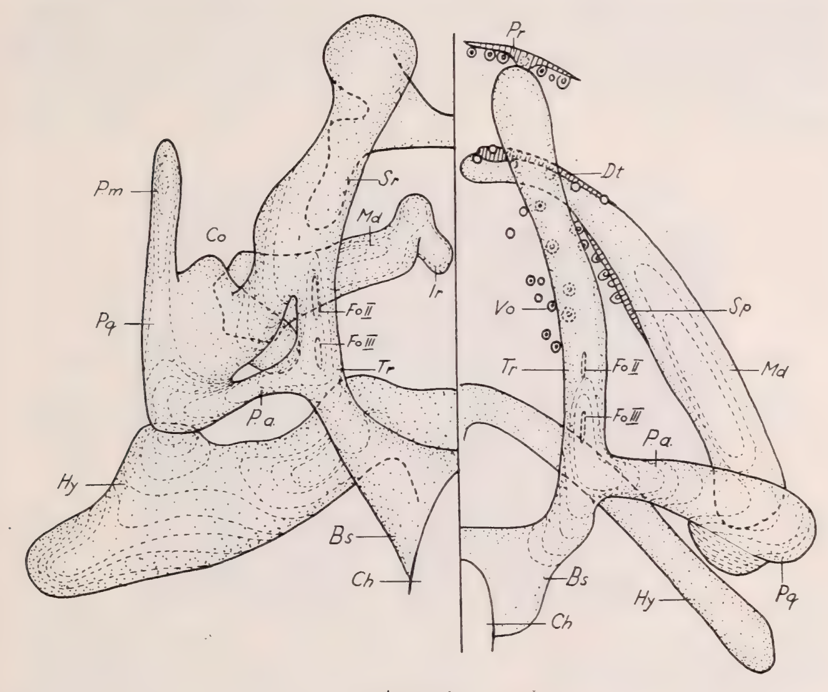


Abb. 1.

Normales larvales Kopfskelett von *Bombinator* (linke Hälfte) und *Triton* rechte Hälfte, Harrison-Stad. 45), Dorsalansicht. Bei *Bombinator* ist das Palatoquadrat 3-armig mit zwei Verbindungen zur Trabecula (Co, Pa), das Mandibulare halb so lang wie bei *Triton*. Bo hat knorpelige zahnlose Rostralia ober — und unterhalb des Mundes. An den entsprechenden Stellen liegen bei T das bezahnte Praemaxillare und Dentale. Abkürzungen: Co = Commissura quadrato-cranialis anterior, Dt = Dentale mit Zähnen. Ir, Sr = Infra-, Suprarostrale. Md = Mandibulare. Pa = Processus ascendens. Pm = Processus muscularis. Pq = Palatoquadrat. Pr = Praemaxillare mit Zähnen. Sp. = Spleniale mit Zähnen. Tr = Trabecula. Vo = Vomer. Die Zähne sind als Punktkreise eingetragen (nach Wagner 1949, Abb. 4).

nen von uns untersuchten Organen und Geweben in den Kombinationen *Triton-Bombinator* oder *-Hyla* erst n a c h der embryonalen Entwicklung und nach einer normalen Differenzierung eintritt, teilweise auch erst nach normaler Funktion (Baltzer, 1941; Andres, 1948, 1949; H. Roth, 1949; G. Andres und H. Roth, 1949).

E x p e r i m e n t Nr. 5: X e n o p l a s t i s c h e s V i s c e r a l s k e l e t t (Abb. 1—5, alle nach WAGNER, 1949). In der Versuchsgruppe 5 der Tabelle 1 ist die Entwicklung xenoplastischer Anteile des Visceralskeletts dargestellt (G. WAGNER 1949). Es wurde nicht-unterlagertes Gastrula- oder Neuralwulstmaterial von *Bombinator* orthotop in *Triton*-Neurulen verpflanzt. Das praesumtive Viszeralmaterial des Implantats wandert normal in die Räume



ABB. 2.

Xenoplastische Unterkiefer- und Hyoidbogen von *Bombinator*-Material in einer *Triton*-Larve (Harr. Stad. 51), Horizontalschnitt. Auf rechter Seite: *Triton*-Mandibulare, -Spleniale und -Hyoid (MdT, SpT, HyT). Auf linker Seite: *Bombinator*-Mandibulare, -Infrarostrale und -Hyoid (MdBo, IrBo, HyBo). WAGNER, *l. c.* Abb.15.

zwischen den Pharyngealtaschen von *Triton* ein und bildet dort, sei es allein oder mit Wirtsmaterial zusammen, xenoplastische Viszeralbögen.

Die Entwicklung der Viszeralskelette von *Triton* und *Bombinator* ist, wie Abb. 1 zeigt, stark verschieden. In der Chimäre müssen die divergenten Elemente zusammenwirken, wobei folgendes festgestellt werden konnte:

1. Es entstehen mit richtiger Einordnung reine *Bombinator*-Bögen, so das Palatoquadrat, das Mandibulare und das Hyoid (Abb. 2).

2. Ferner entstehen chimärisch gemischte Skelettelemente. Die Knorpel- oder Vorknorpelbereiche der beiden Partner schliessen zu gut geformten einheitlichen Stücken zusammen.

3. *Bombinator* besitzt wie andere Anuren als Stützen der larvalen „Hornkiefer" 2 Paar knorpelige Rostralia: über der Mundöffnung die Suprarostralia (anschliessend an die Trabeculae), unter ihr die Infrarostralia, anschliessend an die kurzen Mandibularia (Abb. 1). Diese Elemente sind bei *Triton* nicht vorhanden.

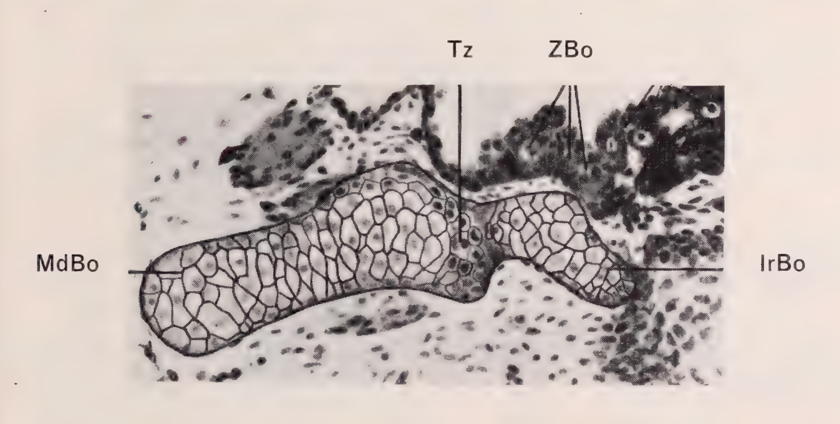


Abb. 3.

Horizontalschnitt durch eine *Triton*-Larve (Harr. Stad 44) mit chimärisch zusammengesetztem Mandibulare. Dieses besteht grösstenteils aus Bo-, zum kleinen Teil aus TMaterial (MdBo, Tz). Ausserdem: IrBo = Infrarostrale, ZBo = chimärische Zahnanlagen mit Bo-Papille und T- Schmelzorgan. Wagner, *l. c.* Abb.16.

Sie werden jedoch in der *Triton*-Chimäre mit *Bombinator*-Implantat ortsrichtig gebildet (Abb. 2 und 4).

In manchen Fällen befindet sich dabei ein schmaler Anteil von *Triton*-Knorpelgewebe (Vorknorpel) zwischen dem Mandibular- und Rostralbereich von *Bombinator*. Er schliesst sich in solchen Fällen dem *Bombinator*-Mandibulare und nicht dem völlig *Triton*-fremden Rostrale an. Es besteht also eine erhöhte Affinität zum homologen Element (Abb. 3). Vergl. Diskussionsvotum Weiss.

4. Das Palatoquadratum (Pq) ist bei *Bombinator* 4-armig, bei *Triton* einfach walzenförmig. Die 3-armige *Bombinator*-Form kann auch im *Triton*-Kopf ausgebildet werden (vgl. Abb. 4). Dabei sind die einzelnen Arme auch topographisch richtig orientiert. Für das

Knorpelgewebe wiederholt sich hier in interessanterer Weise, was seinerzeit bei Pigmentchimären gefunden wurde, in denen sich *Hyla*-Pigmentzellen in das Streifenmuster von *Triton* einordneten (Tab. 1, Reihe 4, BALTZER, 1941). Vergl. Diskussionsvotum RAVEN.

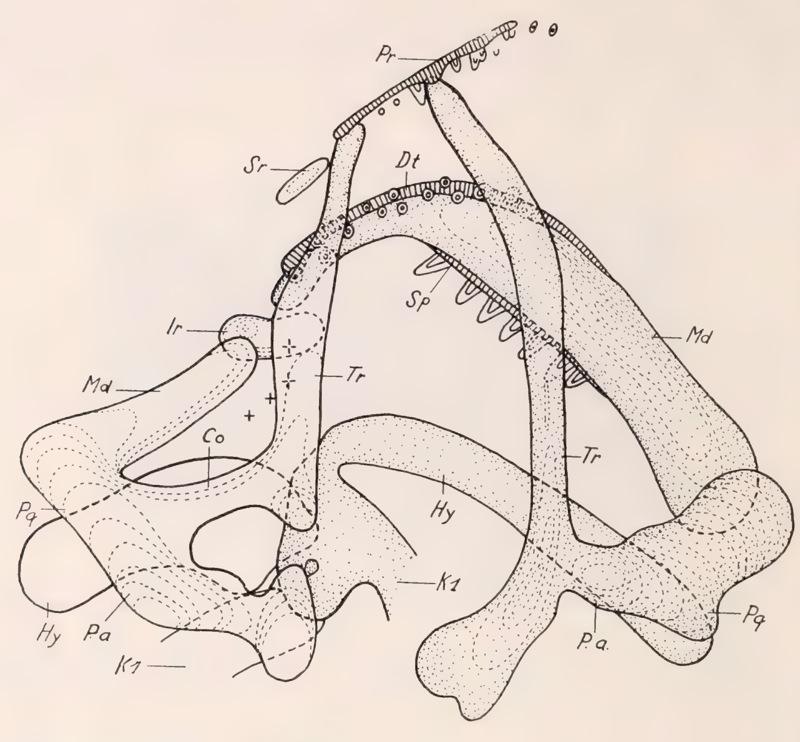


ABB. 4.

Triton-Larve (Harr. Stad. 51) in Dorsalansicht mit *Bombinator*-Skelett auf linker Seite. T-Knorpel punktiert, Bo-Knorpel nicht punktiert, T-Knochen schraffiert. Das xenoplastische Palatoquadrat (Pq) hat von den typischen Bo-Armen zwei ausgebildet, die Commissura anterior (Co) und den Processus ascendens (Pa). Das Infrarostrale (Ir) liegt topographisch richtig in der rostralen Verlängerung des Bo-Mandibulare (Md). Die linksseitige Trabecula (Tr, nicht ganz vollständig) besteht vorn aus T-, im übrigen aus Bo-Knorpel. Kreuze bezeichnen chimärische, Kreise mit Punkt reine T-Zahnanlagen. Uebrige Bezeichnungen wie in Abb. 1. (Nach WAGNER, *l. c.* Abb. 6.)

5. Auch die Beziehung zwischen Knorpelgewebe und Muskulatur ist von Interesse. Bei *Bombinator* setzt der Musculus orbitohyoideus an den Processus muscularis des Palatoquadrats an. Bei *Triton* fehlt sowohl Fortsatz wie ansetzender Muskel. In der Chimäre

aber setzt *Triton*-Muskulatur an den genannten *Bombinator*-Fortsatz an.

Neben *Triton*-Chimären mit *Bombinator*-Mesektoderm sind auch *Bombinator*-Chimären mit *Triton*-Mesektoderm hergestellt worden (WAGNER). Das *Triton*-Mesektoderm erzeugt im *Bombinator*-Kopf *Triton*-Zahnknochen. Damit ist die bisher noch unsichere Herkunft der Zahnknochen aus Mesektoderm sicher nachgewiesen.

TABELLE 2.

Zahnentwicklung bei Tritonchimären mit Bombinator-Implantat.

(Bo. larval zahnlos). G. WAGNER 1949.

ek = Mesektoderm (Neuralleistenmaterial), Max = Maxillare, Pmax = Praemaxillare.

I. Gewebeanteile u. Topographie	II. Tritonlarve (Stad. 41 ff)	III. Zahnbildung bei Bo. Tr.-Chimäre (Stad. 41 ff)	IV. Bo. Zahnbildung während Metamorphose
1. Epidermis.	Epidermisverdickg. wird Säckchen (Schmelzorgan).	Schmelzorgan immer *Triton*.	Epidermisverdickg. wird Zahnsäckchen (Schmelzorgan).
2. Mesektoderm (Neuralleiste).	Zahnpapille; Zellen in Säule. Reichlich Dentin.	Breite Zahnpapille aus Bo. Mek. Wenig Dentin ?	Mek-zellen bilden breiten Kegel mit reichlich Dentin.
3. Topographie.	Zahnbildung im Bereich von zahlreichen Zahnknochen (Mek). Pmax. Vomeropalatinum. Dentale, Spleniale.	Zahnbildung im Bereich der knorpeligen Rostralia und Mandibulare von *Bombinator*.	Zahnbildung im Bereich von Pmax., Max, Vomer, nicht im Bereich des Mandibulare.

In Tab. 2 ist für die *Triton*-Chimären mit *Bombinator*-Mesektoderm die Entwicklung chimärischer Zähne dargestellt. Das entwicklungsphysiologische System ist bei der Zahnbildung komplizierter als beim Visceralskelett, da auch die Epidermis beteiligt ist. Diese liefert das Schmelzorgan (das Zahnsäckchen), das sein inneres Ende zu einem hohlen Kegel einstülpt,

dessen Lumen durch die Zahnpapille ausgefüllt wird. Letztere ist mesektodermaler Herkunft.

Die Papille sondert Dentin, das Schmelzorgan einen in diesen jungen Stadien noch sehr kleinen Schmelzkegel ab.

Welche entwicklungsphysiologischen Beziehungen zwischen dem epidermalen und mesektodermalen Anteil bestehen und von

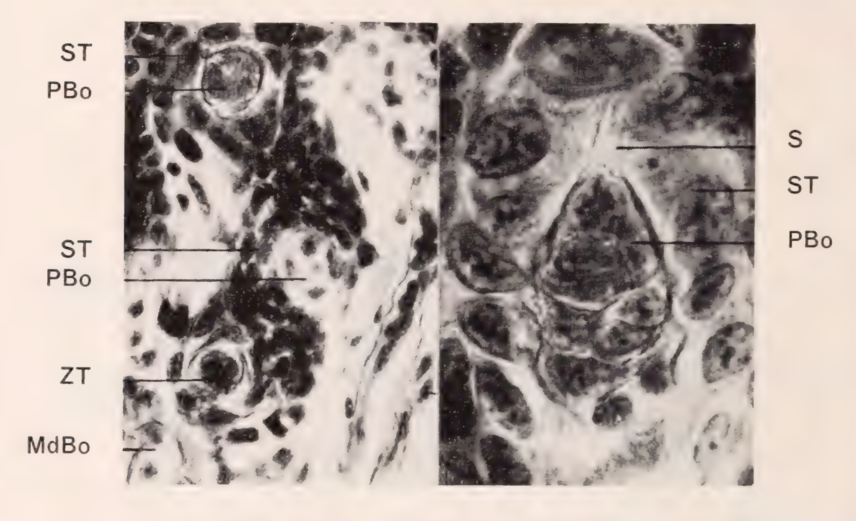


Abb. 5.

Chimärische Zahnanlagen in *Triton*-Larven mit *Bombinator*-Implantat (Harr. Stad. 44 u. 46). Rechts: Längsschnitt. PBo = *Bombinator*-Papille (kleine Kerne), ST = *Triton*-Schmelzorgan (grosse Kerne), S = Praedentin ? — Links: Querschnitte durch zwei chimärische und eine normale *Triton*-zahnanlage (ZT). Die chimärischen Anlagen (gleich bezeichnet wie rechts) liegen im Bereich von BoKnorpeln. Vergl. Abb. 4. Wagner, *l.c.* Abb. 18.

wo der primäre Anstoss zur Zahnbildung, die mit bestimmten Knochenbereichen in Beziehung steht, ausgeht, ist nicht völlig geklärt. Es liegen neuere Untersuchungen vor (Holtfreter, 1935; Woerdeman, 1946; Sellman, 1946; de Beer, 1947; Wagner, 1949). Darnach sind beteiligt: das Entoderm des vordersten Darmabschnitts als primärer Induktor, das Mesektoderm der Trabekel- und Mandibularregion und die Epidermis der Mundbucht.

Für den xenoplastischen Versuch ist das Wesentliche, dass larvale Zähne nur bei *Triton*, nicht aber bei *Bombinator* vorkommen.

Letzterer bildet Zähne erst mit der Metamorphose aus, und auch dann bleibt der Unterkiefer zahnlos.

Die Analyse von *Triton*-Chimären mit *Bombinator*-Mesektoderm hat folgendes ergeben:

1. Das larvale *Bombinator*-Mesektoderm, das in *Bombinator* selbst keine Zahnpapillen bildet, kann diese im Mundbereich von *Triton* entwickeln. Sie verbinden sich mit den epidermalen Schmelzorganen von *Triton* zu typischen Zahnanlagen (Abb. 5). Das *Bombinator*-Mesektoderm ist sehr wahrscheinlich zunächst als Induktor tätig und hierin mit *Triton*-Mesektoderm homodynam; es ist nachher als Baumaterial homodynam auch für die Bildung der Zahnpapillen. Die Dentinbildung ist jedoch, wenn überhaupt vorhanden, im chimärischen Zahn viel geringer als bei gleichaltrigen *Triton*-Zähnen.

2. Ob in der Chimäre überhaupt Zähne gebildet werden können, hängt von der Epidermis ab, die das Schmelzorgan beisteuern muss. Es entstehen nur dann Zähne, wenn *Triton*-Epidermis verfügbar ist. In *Bombinator*-Chimären mit *Triton*-Mesektoderm, wo es naturgemäss keine *Triton*-Epidermis gibt, fehlen sie (ANDRES, 1946, WAGNER, l. c.).

DISKUSSION.

Die hier in Kürze dargestellten Beispiele xenoplastisch-chimärischer Entwicklung setzen die klassischen Experimente von SPEMANN-SCHOTTÉ (1932) und HOLTFRETER (1935) fort. Die xenoplastische Analyse bietet zwei Vorteile:

1. Sie erlaubt, eben weil die entwicklungsphysiologischen Systeme der beteiligten Partner stärker verschieden sind, tiefer in den entwicklungsphysiologischen Mechanismus einzudringen als dies bei homoplastischen und heteroplastischen Kombinationen möglich ist, z. B. bei Chimären zwischen verschiedenen Urodelen.

2. Sie erlaubt überdies, die Verwandtschaft grösserer systematischer Gruppen, soweit Chimärenbildung möglich ist, entwicklungsphysiologisch zu prüfen. Das Hauptergebnis ist dabei, dass sich homodyname und spezifische (nicht-homodyname) Vorgänge und

Fähigkeiten eng verflechten, nicht nur in der frühen Embryonalentwicklung, sondern auch später und bei verschiedensten Organbildungen. So hat das praesumptive Visceralmaterial der xenoplastischen *Bombinator*-Neuralleiste in hohem Grade die Fähigkeit zu normaler Einordnung auch im fremden *Triton*-Kopf. Die topographische Grundlage ist zweifellos durch die entodermalen Kiementaschen gegeben, auf deren allgemeine architektonische Bedeutung LEHMANN (1938) hingewiesen hat. Es bestehen überdies, wie dies vor allem aus der eingehenden Arbeit von HÖRSTADIUS und SELLMAN (1946) hervorgeht, starke positive Affinitäten des praesumptiven visceralen Knorpelmaterials zu diesem Entodermgebiet. Sie sind für das Mesektoderm von *Bombinator* und *Triton* homodynam. Dies ermöglicht die gemeinsame ungestörte Wanderung des *Bombinator*- und *Triton*-Neuralleistenmaterials in den Visceralbereich des *Triton*-Kopfes und bewirkt damit die typische Topographie des Visceralskeletts auch in der Chimäre.

Andererseits wird die Formbildung der einzelnen Skelettelemente wohl in hohem Grad durch autonome Faktoren des skelettbildenden Mesektoderms selbst bestimmt. Dies wird besonders deutlich bei den xenoplastischen *Bombinator*-Mandibularbögen und beim Palatoquadrat. Sie zeigen auch im *Triton*-Kopf *Bombinator*-Form. Dieses Resultat stimmt gut überein mit Ergebnissen von H. B. FELL (1939) über die Entwicklung des Brustbeins beim Hühnchen, dessen Material die typische Brustbeinform weitgehend auch in Gewebskultur ausbildet. (Siehe auch Diskussionsbemerkungen von P. WEISS und P. RAVEN).

Eine Mischung homodynamer und spezifischer Faktoren lässt sich auch bei scheinbar speziellen Vorgängen und in späteren Entwicklungsphasen feststellen, wie bei der oben erwähnten Bildung der Fenestra vestibularis des knorpeligen Labyrinths, bei der Zahnbildung und ähnlich auch bei der Haftfadenbildung (vgl. WAGNER, 1949). In solchen Fällen wird besonders klar, dass sich die Homodynamie nicht nur auf Induktionen, sondern auch auf Kompetenzen und Affinitäten der beteiligten Gewebe beziehen kann.

Die vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte haben den rein morphologischen Vergleich zur Klärung stammesgeschichtlicher Verwandtschaften benützt. Entwicklungsphysiologische Ergebnisse sind dabei relativ wenig in Betracht gezogen worden (vergl. MANGOLD, 1931; v. UBISCH, 1931, 1933; HOLTFRETER,

1935). Dass sie jedoch in die Diskussion des Evolutionsproblems hineingehören, liegt auf der Hand. Vollzieht sich doch die Evolution primär nicht an den Organen selbst, sondern am Keimmaterial. Wenn dieses Veränderungen (z. B. durch Mutationen) erfährt, so wirken sich diese zunächst am entwicklungsphysiologischen System aus und erst als deren Resultat kommen die geformten Organe zustande, mit denen sich die vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte beschäftigen. Angesichts dieser Situation erscheint die Verflechtung homodynamer und nicht-homodynamer Faktoren ein entscheidender Punkt. Erstere bilden unter dem Gesichtspunkt der Evolution einen umfangreichen Vorrat an Möglichkeiten. Die xenoplastische Analyse zeigt, wo im entwicklungsphysiologischen System zweier systematischer Gruppen gemeinsame Anteile bestehen, wo also ein Evolutionsschritt, möge er sich im Erbgut vollzogen haben wie auch immer [1], schon bereiten Boden vorfinden kann. Wie wir schon hervorgehoben haben, beziehen sich dabei die Gemeinsamkeiten auf die verschiedensten entwicklungsphysiologischen Elemente, auf Kompetenzen und Affinitäten ebensogut wie auf Induktionen. Das xenoplastische und heteroplastische Experiment zeigt andererseits, wo die spezifischen Verschiedenheiten liegen (Formfaktoren bei Viszeralbogen im Mesektoderm; Kompetenz für Schmelzorgane, für Haftfaden in der Epidermis).

* * *

Wir haben uns bisher damit beschäftigt, wie homodyname und spezifisch verschiedene Entwicklungsfaktoren bei Chimären zur Geltung kommen. Die Zellen sind dabei in sich harmonische Systeme, entweder rein *Bombinator* oder rein *Triton*. Mit dieser zellulären Reinheit hängt es zusammen, dass die chimärischen Partner taxonomisch sehr weit auseinander stehen und verschiedenen Amphibienordnungen angehören können, Kombinationsmöglichkeiten, die sich bei Bastarden niemals verwirklichen lassen.

Die gleiche Frage nach homodynamen und spezifischen Entwicklungsfaktoren stellt sich jedoch auch für das Kern-Plasmasystem der einzelnen Zelle selbst, für die Entwicklungsarbeit der

[1] Vgl. einerseits Dobshansky, 1939, andererseits Goldschmidt, 1948.

einzelnen Gene. So hat Sturtevant (1948) für die nahe verwandten *Drosophila*-Arten *melanogaster* und *pseudoobscura* 50—60 homologe Gene angegeben (sie wären hier als homodynam zu bezeichnen), die bei den beiden Arten jeweilen entsprechende Prozesse kontrollieren.

Auch die Bastardmerogone bei Amphibien führen zu einer solchen Fragestellung, zwar nicht für einzelne Gene, aber doch, wie Twitty (1942) auseinandergesetzt hat, für den Kern als Ganzes. In den Merogonen ist der Kern einer Art mit dem Plasma einer andern Art verbunden. Die Homodynamie wird in diesem Fall daran abgelesen, wie weit der Kern mit dem Plasma einer andern Art (ohne deren Genom) zusammenarbeiten kann. Sie kann sich auch hier auf verschiedene Anteile des entwicklungsphysiologischen Systems beziehen. Wiederum ist die Analyse vor allem durch Transplantationen und Chimärenbildung weiter geführt worden.

Wir wollen unter diesem Gesichtspunkt hier lediglich die *Triton*-Kombination *palmatus*-Plasma × *cristatus*-Kern (abgekürzt als (p) c bezeichnet) betrachten und folgende Tatsachen erörtern:

1. Es besteht im frühen Embryo von (p) c eine primäre Letalität des Kopfmesenchyms (Baltzer 1930, 1940, Hadorn 1930-37). Wahrscheinlich ergreift sie sowohl die mesektodermale, wie auch die mesentodermale Komponente des Mesenchyms.

2. Baltzer (l. c.) und vor allem Hadorn (l. c.) haben Teile des merogonischen Keimes im Gastrula- oder Neurulastadium auf normale *Triton*-Wirte transplantiert. Dann kommt es zu einer je nach Organ verschiedenen Aufhebung der Letalität, bei einzelnen Geweben zu einer völligen Vitalisierung. Ich möchte die Betrachtung zunächst auf autonome Organe einschränken, bei denen die Entwicklung von frühen Stadien an nur von autonomen, in den Zellen selbst gelegenen Faktoren abhängt und keiner induktiven Hilfe bedarf. Dies trifft u. a. für die Chorda und wohl auch für die Herzmuskulatur zu. Beide Organe differenzieren sich trotz ihrer (p) c-Zusammensetzung als Transplantate normal und entwickeln sich auch noch bis zu mittleren larvalen Zuständen weiter; (p) c-Herzen funktionieren. Aeltere Stadien sind nicht geprüft. Hier müssen also die für Entwicklung und Funktion entscheidenden

Kernfaktoren in den beiden verwendeten *Triton*-Arten über eine lange Strecke homodynam sein.

Eine zweite Organgruppe der (p) c-Kreuzung umfasst induktiv-abhängige Organe, insbesondere das Neuralrohr. Querchimären (Hadorn 1937), in denen die hintere Körperhälfte merogonisch, die vordere Hälfte aber normal *Triton* ist, zeigen auf der Grenze der beiden Partner im Neuralrohr einen sehr charakteristischen Degenerationsgradienten. Das (p) c-Neuralrohr ist im hinteren Körperabschnitt rundum von merogonischen Gewebe umgeben. Nach vorn geht es in das normale Neuralrohr der Wirtshälfte über, kommt also hier mit normalem Neuralgewebe direkt in Kontakt und ist auch den übrigen normalen Organen (Somiten, Chorda usw.) dieser Hälfte nahe benachbart. In dieser Kontaktzone ist das (p) c-Neuralrohr histologisch normal differenziert, weiter hinten degeneriert. Im Gegensatz dazu geht in den gleichen Keimen die merogonische (p) c-Chorda durch die ganze hintere merogonische Keimhälfte mit typischer Differenzierung weiter.

Somit erhält das Neuralrohr von der vorderen normalen Körperhälfte eine deutliche Kontakthilfe. Sie gehört allem Anschein nach weniger in die Phase der klassischen Urdarmdachinduktion während des Gastrulastadiums, sondern mehr in die folgenden Embryonalstadien (histogenetische Stimulation, Hadorn 1937, Lehmann, 1945, S. 296 ff.). Es ist also für eine normale Entwicklung des Neuralrohrs auch nach der Neurulation ein fortdauernder Einfluss benachbarter Organe notwendig.

Die chimärisch-merogonische Entwicklung des Neuralrohrs zeigt ein völlig anderes Bild, wenn der (p) c-Anteil nur den praesumptiven Neuralbereich selbst umfasst (Ektodermchimären, Hadorn 1937). Dann wird das sich entwickelnde Neuralrohr völlig von Wirtsgeweben umgeben und wird selbst ganz normal. Trotz des klaren Befundes ist die Deutung schwierig, weil wir über das Wesen und die Rolle der histogenetischen Stimulation zu wenig wissen. Es liess sich bisher auch nicht genauer feststellen, in welcher Weise der Wirt in der Ektodermchimäre dem neuralen (p) c-Gewebe Stoffe liefert, die dieses selbst wegen seiner Bastardnatur nicht hervorbringen kann.

* * *

Dies führt uns zur Frage, wie die Vitalisierung letaler Bastardgewebe durch Transplantation in vitale Wirte allgemein zu deuten ist. Es ist das Verdienst BRACHETS, die Analyse vom rein zytologischen auf das zytochemische Feld übertragen zu haben. Nach seinen Befunden scheint den verschiedenen Letalitäten eine gemeinsame Ursache zu Grunde zu liegen, die in einer Blockierung der Ribonucleinsäurebildung besteht und bei BRACHETS Hybriden (*Rana fusca* ♀ × *esculenta* ♂) durch das disharmonische Kern-Plasmasystem verursacht wird (BRACHET 1944). Da Herr BRACHET hier selbst referiert, möchte ich mich auf eine vergleichend-zytologische Darstellung beschränken und folgende Punkte hervorheben:

1. Die zytologischen Verhältnisse sind für die verschiedenen Amphibienbastarde, wo Vitalisierung durch Transplantation vorkommt, recht verschieden.

a) Das Letalitätsstadium (sobald es sichtbar wird) tritt in verschiedenen Phasen ein. Es liegt vor der Gastrulation bei *Triton* ♀ × *Salamandra* ♂ (SCHÖNMANN 1938), wahrscheinlich auch bei *Rana esculenta* ♀ × *fusca* ♂ (BRACHET l. c. S. 63).

In anderen Fällen liegt es während der Gastrulation, so bei *Rana pipiens* ♀ × *sylvatica* ♂ (MOORE 1946). Bei den *Triton*-Merogonen endlich liegt es nach der Gastrulation, so bei *Triton palmatus* (♀) × *cristatus* ♂ (BALTZER, HADORN) und bei *Triton alpestris* (♀) × *palmatus* ♂ (DE ROCHE 1937).

b) Ausserdem bestehen Unterschiede im Verhalten der Kerne und Chromosomen. Bei *Triton* ♀ × *Salamandra* ♂ kommt es zu mangelhafter Chromosomentrennung und teilweiser Pyknose des Kernmaterials (SCHÖNMANN 1938). Das gleiche dürfte für *Rana esculenta* ♀ × *fusca* ♂ zutreffen (BRACHET 1944 S. 63 und Fig. 4). Beim *Rana*-Bastard von MOORE tritt jedoch die Kernpyknose und Zelldegeneration ohne anormale Mitosevorstadien ein, ebenso bei den Merogonen.

c) Ferner ist auch der Bereich der primären Letalität verschieden. Sie ergreift bei *Triton* × *Salamandra* und bei den *Rana*-Bastarden den ganzen Keim; bei (p) c dagegen ist sie lokalisiert.

d) Endlich ist die Penetranz der Letalität für die einzelnen Zellen desselben Keimes verschieden, obgleich die Kernkonstitution bei allen Zellen ursprünglich dieselbe ist. Bei *Triton* ♀ × *Salamandra* ♂ wird nur ein Teil der Zellen letal, aber alle Bereiche werden gleichmässig befallen. Aehnliches gilt für *Rana esculenta* ♀ × *fusca* ♂ (BRACHET l. c. S. 65), vielleicht auch für *Rana pipiens* ♀ × *sylvatica* ♂, da bei dieser Kombination nach MOORE nicht selten weiterentwickelte, abnormale Embryonen entstehen.

Die Blockierung der Ribonucleinsäuresynthese ist bei Bastarden bisher nur von BRACHET für *Rana esculenta* ♀ × *fusca* ♂ untersucht worden. (Sie bezieht sich sowohl auf das Plasma wie auf die Nukleolen.) Es liegt auf der Hand, dass eine entsprechende Untersuchung auch für die anderen Bastarde wünschenswert ist.

2. Die Letalität der genannten diploiden Bastardkombinationen wurde ähnlich wie bei (p) c auch durch Transplantationen weiter geprüft. Dabei ergaben sich folgende Resultate:

a) Die *Triton* ♀ × *Salamandra* ♂-Transplantate entwickeln sich in *Triton*-Wirten gleichmässig und normal zu den verschiedensten Organen weiter (LÜTHI 1938, BALTZER et al. 1939). Das gleiche gilt wahrscheinlich auch für die merogonischen (a) p-Transplantate (DE ROCHE 1937).

b) Bei *Rana fusca* ♀ × *esculenta* ♂ hat BRACHET (1944) Urmundlippe in das Blastocoel normaler *Triton*-Blastulen eingesteckt. In 9 von 23 Fällen entwickelte sich das Transplantat weiter und lieferte in 4 Fällen differenzierte Chorda. Ausserdem induzierte es (in 9 Fällen) einen sekundären Embryo. Mit dieser wieder hergestellten Morphogenese geht parallel eine normale Synthese der Nucleinsäuren, speziell der Ribonucleinsäure. „Nous voyons... une fois de plus l'existence de liens étroits entre la morphogenèse et l'élaboration des ribonucléoprotéides" (BRACHET 1947 S. 496). Zugleich macht die Deblockierung und Weiterentwicklung der Transplantate wahrscheinlich, dass fundamentale Produkte des Kern-Plasmastoffwechsels vom Wirt auf das Transplantat übergehen. Die Zellen von genetisch bedingten Mangelbereichen werden von den umliegenden normalen Bereichen gestützt.

c) Nicht unterlagertes Ektoderm der letalen Gastrula von *Rana pipiens* ♀ × *sylvatica* ♂ wurde von Moore (1947-1948) in die Epidermis des vorderen dorsalen Rumpfbereiches von Neurulen implantiert, wo ein starkes Induktionsfeld besteht. Das Implantat entwickelt sich dort zu verschiedenen Geweben oder Organanteilen weiter, jedoch nur in stark unternormalen Mass. Das gleiche gilt für die Leistungen eingesteckter dorsaler Urmundlippenstücke, sowohl in Bezug auf die Induktion sekundärer Embryonen wie auf die eigene weitere Differenzierung. Eine histochemische Analyse wurde für diese Kombination nicht ausgeführt.

Gegenüber diesen geringen Leistungen fällt die ausgezeichnete Entwicklung der Transplantate bei der *Triton* ♀ × *Salamandra* ♂-Kombination und beim Merogon (a) p stark aus dem Rahmen und lässt nach einer besondern Erklärung suchen. Die Ursache könnte hier in einer Selektion gesunder Zellen während des Versuchs selbst liegen. In der *Salamandra*-Kombination war bei der bisher angewandten Methode ein Teil der Zellen schon vor der Implantation letal und als degenerierendes Material ausgeschieden worden. Da, wie oben schon hervorgehoben wurde, die Letalität nicht bei allen Zellen innerhalb des Keimes gleiche Penetranz hat, könnte das zur Implantation verwendete Zellmaterial schon „selbstgereinigt" sein und nur mehr aus Zellen bestehen, die von der Letalität überhaupt nicht erfasst werden. Mit andern Worten: Hier hätte keine echte Vitalisierung, sondern eine primäre Auslese gesünderer Zellen stattgefunden. Hier sollten demnach neue Implantationversuche gemacht werden mit jüngerem, vor jeder Erkrankung entnommenem Material. Ein ähnlicher Selektionsvorgang könnte auch bei Brachets *Rana*-Transplantaten stattgefunden haben, da sich auch hier die Bastardspender vor der Transplantation schon einen Tag lang in letaler Phase befanden (l. c. S. 66). Dann könnte auch die Wiederaufnahme der Ribonucleinsäuresynthese im Transplantat eine etwas andere Bewertung erhalten.

Nach dem Gesagten ist bei den meisten letalen Bastardkombinationen eine weitere zytologische Analyse der letalen und der jungen Implantatstadien erwünscht, um für die Deutung der Vitalisierung eine genauere Grundlage zu schaffen. Selbstverständlich wäre überdies von entscheidender Bedeutung, die histochemische Analyse, wie sie Brachet eingeführt hat, auf die verschiedenen Bastardtypen auszudehnen.

LITERATUR

1945. ANDRES, G. Rev. Suisse Zool., *52*; 1946. Rev. Suisse Zool., *53*; 1948. Jahresber. schweiz. Ges. Vererb. forschg., *XXIII*; 1949. Genetica, *XXIV*. — 1949. ANDRES, G. und ROTH, H. Rev. Suisse Zool., *56*. — 1930. BALTZER, F. Rev. Suisse Zool., *37*; 1934. Rev. Suisse Zool., *41*; 1941. Rev. Suisse Zool., *48*; 1942. Verhandl. Schweiz. Naturforsch. Ges. Versammlung Sitten; 1940. Naturwiss., *28*. — 1939. BALTZER, F., W. SCHÖNMANN, H. LÜTHI, F. BOERINGER, Arch. exp. Zellforschg., *XXII*. — 1949. BALTZER, F., G. ANDRES und H. ROTH. Proc. VIII internat. Congr. Genetics. Hereditas. Suppl. Vol. 1949. — 1944. BRACHET, J. Ann. Soc. Roy. Zool. Belg., *LXXV*. — 1937. BRACHET, J. Embryologie chimique, 2me éd. Masson, Paris. — 1947. DE BEER, G. R. Proc. Roy. Soc. B *134*, 1947. — 1939. DOBZHANSKY, Th. *Die genetischen Grundlagen der Artbildung*. Fischer, Jena, 1939. — 1937. DE ROCHE, V. Roux' Arch., *135*. — 1939. FELL, H. J. Philos. trans. Roy. Soc. London, B *229*. — 1925. GEINITZ, B. Roux' Arch. *106*. — 1948. GOLDSCHMIDT, R. B. Experientia, *IV*. — 1930. HADORN, E. Rev. Suisse Zool., *37*; 1937. Roux' Arch., *136*. — 1925. HARRISON, R. G. J. exp. Zool., *41*; 1935. *Heteroplastic grafting in Embryology*. Harvey lectures, 1933-34. — 1935. HOLTFRETER, J. Roux' Arch., *133*; 1939. Arch. exp. Zellforsch., *23*; 1946. HÖRSTADIUS, S. und SELLMAN, S. Nova Acta Reg. Soc. Sc. Upsaliensis, *IV*, *13*. — 1938. LEHMANN, F. H. Vj. schr. Naturf. Ges. Zürich (Festschr. Hescheler), *83*. — 1945. LEHMANN, F. E. *Einführung in die physiologische Embryologie*. Basel, Birkhäuser. — 1925. LUBOSCH, W. *Grundriss der wissenschaftlichen Anatomie*. Thieme, Leipzig. — 1938. LÜTHI, H. R. Roux' Arch., *138*. — 1931. MANGOLD, O. Naturwiss., *19*. — 1946. MOORE, J. A. J. exp. Zool., *101*; 1947. J. exp. Zool., *105*; 1948. J. exp. Zool., *108*. — 1945. ROTH, H. Rev. Suisse Zool., *56*; 1950. Rev. Suisse Zool. (im Druck). — 1935. ROTMANN, E. Roux' Arch., *133*; 1935. Verh. D. Zool. Ges., 1948. Naturf. und Mediz. in Deutschland, 1939—1946, *53*. Teil II. — 1946. SELLMANN, S. Odontologisk Tidskrift, *54*. — 1938. SCHÖNMANN, W. Roux' Arch., *138*. — 1936. SPEMANN, H. *Experimentelle Beiträge zu einer Theorie der Entwicklung*. Berlin, Springer. — 1932. SPEMANN, H. und SCHOTTÉ, O. Naturwiss., *20*. — 1948. STURTEVANT, A. H.Amer. Scient., *36*. — 1949. SZARSKI, H. Quart. Rev. Biol., *24*. — 1942. TWITTY, V. C. Biol. Symposia, *VI*. — 1931, 1933. v. UBISCH, L. Roux' Arch., 124, 129. — 1948. WAGNER, G. Rev. Suisse Zool., *55*. — 1949. WAGNER, G. Rev. Suisse Zool., *56*. — 1946. WOERDEMAN, M. W. *Development of Teeth in Triton and Amblystoma*. Exp. Embryology in the Netherlands. 1940/45 by WOERDEMAN und RAVEN. New York-Amsterdam. Elsev. publ. comp.

DISKUSSION.

Dalcq:

Je voudrais demander au distingué rapporteur de bien vouloir nous expliquer davantage les raisons pour lesquelles il croit actuellement que dans certaines greffes de territoires mérogones la survie des cellules est due à une sélection préalable plutôt qu'à une revitalisation à la faveur de la transplantation.

Baltzer:

Die Möglichkeit einer ,,sélection préalable" gesunder Zellen bezieht sich in erster Linie auf die diploiden letalen Bastardkombinationen, in denen bisher die Transplantation erst während der Degenerationsphase vorgenommen wurde. In diesen Keimen ist die Wandung der Blastula oder Gastrula, die die Transplantate spendet, noch intakt; die Blastulahöhle aber enthält zahlreiche degenerierte Zellen. Dies war der Fall bei *Triton* ♀ × *Salamandra* ♂ (Lüthi 1938, S. 424, 449); dass andere Kombinationen in dieser Hinsicht genauer betrachtet werden müssen, wurde auf S. 110 hervorgehoben.

Bei der merogonischen Kombination (p) c beginnt die eigentliche Erkrankung erst in der späten Neurula. Die Neuralwülste schleichen mühsam zusammen; das Neuralrohr wird verzögert geschlossen. Degenerierte Zellen findet man erst im ganz jungen Embryo (Hadorn 1932, 1937). Als Spender für die Transplantate oder für Chimärenhälften wurden Gastrulen mit mittlerem oder kleinem Dotterpfropf, manchmal auch beginnende Neurulen verwendet. Diese Stadien enthalten noch keine degenerierten, aus dem Verband ausgeschiedene Zellen. Hier ist eine sélection préalable nicht anzunehmen.

Bei der merogonischen Kombination (a) p beginnt nach de Roche (1938) die Degeneration schon während der Neurulation, also etwas früher als bei (p) c. Ein lokalisierter Degenerationsherd besteht nicht. Die merogonischen (a) p-Implante entwickeln sich in *palmatus*-Wirten auffallend gut. Es bleibt unklar, ob sie zum Teil aus Spendern entnommen wurden, bei denen Zelldegeneration schon eingesetzt hatte und damit sélection préalable stattfand.

Raven:

Zu dem von Herrn Baltzer erwähnten Befund, dass das *Bombinator*-Palatoquadratum im *Triton*-Wirt seine typische Gestaltung mit Ausbildung von 3 Fortsätzen gewinnt, lässt sich bemerken, dass einige dieser Fortsätze (z. B. Palatopterygoidfortsatz) bei den Urodelen im Vorknorpelstadium zwar angelegt werden, aber später nicht verknorpeln. Die Formbildung des Implantatmaterials wäre also in diesem Falle vielleicht doch auf ,,extrinsic factors" zurückzuführen.

HADORN:

In Chimären, bei denen das Vorderende merogonisch und das Hinterende normal ist, degeneriert das merogonische Gehirn vollständig. Es gibt keine Experimentalresultate, die für eine bessere Induktionsleistung im Vorderende sprechen würden.

WEISS:

These results present a classical example of the fact that „induction" acts by evoking a group action of a cell *collective*. The reaction is not merely the production of cartilage substance by the responding cells, but of morphologically distinctive species—specific cartilages. This faculty of cartilage blastemas for effecting intrinsic growth patterns even in foreign surroundings has been proven by the explantation experiments of FELL, of WEISS and AMPRINO, and others. It now seems to become increasively clear that such morphogenetic differences between blastemas are based on, and remain associated with, permanent biochemical distinctions of the various cartilaginous territories. These can be brought out by the tendencies of homologous fragments to fuse, and of non-homologous fragments to resist fusion. Certain preliminary experiments of our laboratory point in this direction. The observations reported by BALTZER indicate greater affinity (and fusion) between homologous differentiations of different species than between non-homologous ones of the same individual.

ROTMANN:

Wenn artfremdes *Triton*-Ektoderm nach Transplantation in den *Axolotl* dort zur Bildung eines Haftfadens veranlasst wird, obwohl die *Axolotl*-Larve selbst dieses Organ nicht ausbildet (MANGOLD), so muss der homodyname Entwicklungsfaktor: „Induktion eines Haftfadens" auch beim *Axolotl* noch wirksam sein; nur die entspr. Kompetenz des Ektoderms ist verloren gegangen. Das gleiche *Triton*-Ektoderm kann auch im Anuren-Keim einen Haftfaden bilden, wenn es über das Palatoquadratum nahe seiner Artikulation mit dem MECKEL'schen Knorpel zu liegen kommt (ROTMANN in Fiat Review 1948). Bei Annahme eines, so folgerte ich (l. c. S. 189), auch noch bei Anuren vom Palatoquadratum ausgehenden Induktionsreizes wäre die topographisch genau fixierte Lage des xenoplastisch induzierten Haftfadens verständlich. Ich möchte Herrn BALTZER fragen, ob er nicht vor den phylogenetischen Konsequenzen zurückschreckt, auch den Anuren noch diesen homodynamen Entwicklungsfaktor zuzuschreiben.

BALTZER:

Das entwicklungsphysiologische Faktorensystem für die Bildung der Haftorgane bei den Amphibien ist von zahlreichen Autoren bearbeitet worden, vor allem von HARRISON (1925), MANGOLD (1931), ROTMANN (1935, 1948) und WAGNER (1949, dort Literatur). Auf eine Besprechung

musste im Vortrag aus Zeitgründen verzichtet werden, obschon sie gerade für Evolutionsfragen besonderes Interesse hat, worauf schon MANGOLD (l. c.) hingewiesen hat.

Die Haftorgane der Anuren sind rein epidermale Drüsenbereiche, diejenigen zahlreicher Urodelen lange Epidermisschläuche mit mesektodermaler Achse, Stützmembran, Gefäss und Nerv. Bei der Entwicklung der Haftschläuche dient das Mesektoderm zunächst als Induktor für die Epidermis, dann als Baumaterial für das innere Haftfadengewebe, das seinerseits auf Induktionsreize der Epidermis antwortet. In allen drei Eigenschaften ist das *Triton*-Mesektoderm homodynam mit dem entsprechenden Gewebe bei Urodelenarten ohne Haftfaden und bei Anurenarten, die nur epidermale Haftdrüsen besitzen. Die gleiche Homodynamie kann sich somit hier auf Verwandtschaften verschiedenen Grades im Bereich der Mikroevolution bis zur sog. Makroevolution beziehen. In einem Experiment WAGNERS liegen eine *Bombinator*-Haftdrüse und ein Molch-Haftfaden in der gleichen Chimäre am typischen Ort dicht nebeneinander. Beide sind vom gleichen Mesektodermbereich induziert und lokalisiert worden. Nur die Kompetenzen der epidermalen Bereiche lauten verschieden: In der *Triton*-Epidermis auf Haftfaden, in der dicht benachbarten (xenoplastischen) *Bombinator*-Epidermis auf Haftdrüse.

In phylogenetischer Hinsicht scheint mir das Wesentliche in der Tat zu sein, dass im entwicklungsphysiologischen System auch stark verschiedener Gruppen neben spezifischen, nicht-homodynamen auch homodyname Anteile mit besonderen Leistungen bestehen. Es ist richtig, dass sich dabei unsere Vorstellungen über Homologie vom rein morphologischen auf das entwicklungsphysiologische Gebiet verschieben, obschon auch dann beide Betrachtungsweisen eng verknüpft bleiben. Das Beispiel der chimärischen Haftfäden scheint mir die Notwendigkeit dieser veränderten Betrachtung durch Tatsachen zu stützen. Die Verwendung des Begriffs Homodynamie trägt der entwicklungsphysiologischen gegenüber der rein morphologischen Betrachtungsweise Rechnung.

PHYSIOGENETISCHE ERGEBNISSE DER UNTERSUCHUNGEN AN *DROSOPHILA*-BLASTEMEN AUS LETALEN GENOTYPEN

von

Ernst HADORN [1]

Aenderungen der Erbsubstanz (Mutationen) führen zu entwicklungsphysiologischen Experimenten besonderer Art. Nicht von aussen her werden hier die verändernden Agentien — wie Chemikalien, abnorme Temperaturen oder induzierende Keimbereiche — dem Entwicklungsgeschehen zugefügt. Wir studieren vielmehr die Wirkungen, die entstehen, wenn die konstituierenden Faktoren der Ontogenese selbst verändert sind. Dabei lässt sich der experimentelle Eingriff nicht zu einer beliebigen Zeit setzen; er ist von Anfang an in der befruchteten Eizelle vorhanden und bleibt während der ganzen Entwicklung dauernd erhalten.

Im *Bastard-Merogonieexperiment*, über das BALTZER (1950) berichtet, werden ganze Chromosomengarnituren durch artfremde ersetzt; es entsteht ein Kern-Plasmasystem, in dem Tausende von Erbfaktoren mit andern ausgewechselt werden. Die Versuchsanordnungen, die ich zu behandeln habe, sind einfacher. Wir werden in diesem Bericht *die entwicklungsphysiologische Auswirkung einiger Gen-Mutationen bei Drosophila* besprechen. Hier besteht der experimentelle Eingriff darin, dass von einigen Tausend genischen Chromosomenstellen nur eine einzige verändert ist. Im einzelnen wissen wir zwar nicht, was durch das Mutieren am betreffenden Locus passiert ist. Vielleicht ging dort ein Gen verloren (Deficiency), vielleicht hat ein Normalgen seine Wirkung eingestellt (inertes Allel); vielleicht geschieht von mutierten

[1] Ausgeführt und herausgegeben mit Unterstützung der Georges und Antoine Claraz-Schenkung.
Zoologisch vergleichend-anatomisches Institut der Universität Zürich.

Locus aus qualitativ dasselbe, wie beim Normalallel, nur mit veränderter Quantität resp. veränderter Reaktionsgeschwindigkeit; vielleicht aber bewirkt der Locus nach der Mutation etwas qualitativ Neues. Erst die sichtbar werdende Manifestation einer Locusänderung können wir untersuchen. Sie kann zu einer kaum merkbaren Abweichung führen oder eine Störung grundlegender Entwicklungsprozesse bewirken.

Das Ausmass der entwicklungsphysiologischen Wirkung einer einzelnen Gen-Mutation *hängt von zwei Faktoren* ab. *Erstens* ist massgebend die entwicklungsphysiologische Bedeutung des mutierenden Locus. Wie POULSON (1940) für *Drosophila* gezeigt hat, gibt es Gene, deren Fehlen den Ablauf früh-embryonaler Fundamentalvorgänge verunmöglichen; andere Loci sind zunächst entbehrlich und kommen offenbar erst auf späteren ontogenetischen Stufen zum Einsatz (HADORN 1948 *a*). *Zweitens* hängt die Auswirkung einer Mutation vom Ausmass dessen ab, was am betreffenden Locus geschieht. An einer bestimmten Chromosomenstelle sind verschiedene Mutationszustände, d. h. verschiedene Allele möglich. Wird der Normallocus nur wenig verändert, so entsteht ein schwaches Allel, das nur geringfügige Abweichungen vom Normaltypus bedingt, etwa eine leichte Verschiebung der Körperproportionen oder eine Farbnuance. Greift die mutative Umgestaltung tiefer ein in das molekulare Gefüge des Gens, so kann ein „starkes Allel“ entstehen, das die Ontogenese frühzeitig in falsche Bahnen lenkt.

Tiefgreifende Mutationen von fundamental wichtigen Loci werden zu Letalfaktoren. Die Ontogenese der betreffenden Genotypen verläuft abnorm; die Entwicklung wird auf irgend einem Stadium eingestellt und das Individuum stirbt. Für jeden Letalfaktor ist ein bestimmtes „pleiotropes Schädigungsmuster“ (HADORN 1945) charakteristisch. Da solche Schädigungsmuster locusspezifisch verschieden sind, können sie uns Aufschluss geben über die entwicklungsphysiologische Bedeutung einzelner Chromosomenloci.

Nachfolgend werden wir den Entwicklungsgang und die Ausbildung des Schädigungsmusters von drei verschiedenen Letalmutanten betrachten.

Die Mutante letal-translucida (*ltr*; 3—20,7 ± 0,8; HADORN 1941, 1949; ROSIN 1949) unterscheidet sich schon im 1. Larvenstadium vom Normal-

typus. Die Lärvchen haben einen reduzierten Fettkörper und sind leicht gebläht. Im 2. u. 3. Stadium verstärkt sich die Abnormität. Die Tiere werden durch übermässig *starke Ansammlung von Hämolymphe* stark aufgetrieben und prachtvoll durchsichtig. Nach GLOORS (1949) biochemischen Untersuchungen sind die *Bluteiweisse* dieser Mutante gegenüber dem Normalzustand verändert. Die Pupariumbildung erfolgt mit rund 24 h Verspätung. Regelmässig kommt es anschliessend zur Verpuppung. Dann aber bleibt bei einem grossen Prozentsatz der *ltr*-Genotypen die Entwicklung stehen. Diese Tiere überleben noch während vieler Tage auf diesem frühen Puppenstadium. Ein Teil der Puppen aber führt die Entwicklung weiter und vollendet im Kopf und Thorax die Metamorphose. Das Abdomen dagegen bleibt auf dem Vorpuppen- oder dem frühen Puppenstadium stehen.

Die Mutante *lethal giant larvae* (*lgl*; 2—0, 0 ±, HADORN 1937 *b*, 1948 *b*; GLOOR 1943) durchläuft scheinbar normal und ohne merkliche Verzögerung die drei Larvenstadien. Die Tiere erreichen dabei auch annähernd die Normalgrösse. Während nun aber im Alter von 4—5 Tagen die Larven des normalen Genotypus einer Zucht zur Pupariumbildung schreiten, bleiben die *lgl*-Homozygoten im 3. Larvenstadium stehen. Sie können auf dieser Entwicklungsstufe während längerer Zeit verharren. Ein kleiner Prozentsatz stirbt schliesslich als überlebende Larve. Die Mehrzahl jedoch bildet im Alter von 7—15 Tagen ein mehr oder weniger normales Puparium. Innerhalb des Pupariums geht aber die Entwicklung niemals über das Vorpuppenstadium hinaus. Eine Ausstülpung der Imaginalscheiben erfolgt also nicht. Der *lgl*-Genotypus bildet somit nur „*Pseudopuppen*"; darin unterscheidet er sich wesentlich von der *ltr*-Mutante.

Die Mutante *letal-meander* (*lme*; 2—73 oder 71 ±, HADORN 1948 *b*; SCHMID 1949) zeigt bereits im 2. Larvenstadium ein deutlich *gehemmtes Wachstum*. Der Uebergang zum 3. Larvenstadium wird zwar regelmässig vollzogen; doch erreichen die Larven nur ca 60% der normalen Körperlänge. Da die beiden Haupttracheen-Stämme relativ stärker wachsen als der gehemmte Gesamtkörper, legen sie nich in mäander-artige Windungen. Eine Pupariumbildung setzt bei keinem Individuum ein. Stets sterben die *lme*-Tiere als Larven des 3. Stadiums. Somit leistet dieser Genotypus weniger als *lgl* oder *ltr*.

Nun weist schon der Terminus „*Schädigungsmuster*" daraufhin, dass die mutativ bedingten Abnormitäten nicht gleichmässig über den ganzen Organismus verteilt sind; es ist vielmehr so, dass die einzelnen Organ- und Gewebssysteme in durchaus verschiedener Weise vom Normalen abweichen. Darin ergibt sich eine schöne Parallele zum organspezifisch unterschiedlichen Schädigungsmuster bei Bastard-Merogonen (BALTZER 1930, HADORN 1937 *a*). In der Mutante *lgl* finden sich neben durchaus normal erscheinenden

Organen (Integument, Darmkanal, Nervensystem) auch Organe (Ringdrüse und Fettkörper), bei denen eine starke Wachstumshemmung vorliegt, ohne dass jedoch zelluläre Degenerationen zu beobachten wären. Eine 3. Kategorie von Zellkomplexen zeigt ausgesprochene Degenerations- und Zerfallserscheinungen; es sind

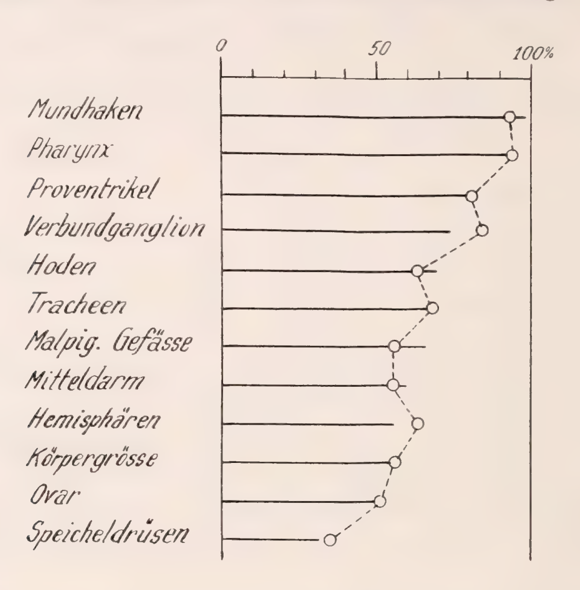


Abb. 1.

Wagrechte Linien: maximal erreichte Organgrösse (lineare Masse) bei Larven (3. Stadium) der Mutante *letal-meander (lme)* aufgetragen als Prozentwert, bezogen auf die Grösse entsprechender Organe bei normalen Kontrollen (100%). Kreise: Prozentuale Organgrösse bei genetisch normalen Larven, die durch Nahrungsentzug zu einer „Hunger-Phänokopie“ der *lme*-Mutante werden. Nach W. Schmid, 1949.

dies die grossen Imaginalscheiben und auch die männlichen Keimzellen (vergl. Hadorn 1945, Abb. 1).

Bei *lme* fand Schmid (1949) keine degenerierten Zellkomplexe. Hier manifestiert sich das Schädigungsmuster in einer organspezifischen unterschiedlichen Wachstumshemmung (Abb. 1). Vom Schlundsystem des Darmkanals, das die Normalgröses erreicht, bis zu den zwerghaft kleinen Speicheldrüsen, die nur 30% einer normalen Drüse desselben Alters erreichen, sind inbezug auf die erreichte Grösse alle Uebergänge verwirklicht. Auf diese Weise entsteht ein durchaus disproportionierter Organismus.

Da nun alle Zellen und Organe dieselbe genetische Konstitution

haben, der Letalfaktor also überall vertreten ist, stellt sich die Frage, warum die einzelnen Gewebskomplexe in so unterschiedlicher Weise auf den mutierten Chromosomenlocus reagieren, warum bei *lgl* einzelne Organsystems degenerieren, während andere normal bleiben, und warum bei *ltr* nur Kopf und Thorax metamorphosieren und warum bei *lme* neben Organen mit normaler Wachstumsrate solche mit extremer Wachstumshemmung vorkommen.

Die beobachteten pleiotropen Schädigungsmuster könnten auf zwei verschiedenen Grundlagen beruhen. Es wäre erstens möglich, dass der mutierte Locus eine entwicklungsphysiologische Reaktion beeinflusst, die nicht für alle Organsysteme von Bedeutung wäre. Seine normale Aktivität wäre z. B. unentbehrlich für die Imaginalscheiben von *lgl*, aber bedeutungslos für die Entwicklung des larvalen Haut-, Muskel- und Darmsystems dieser Mutante, oder bei *lme* würden die larvalen Speicheldrüsen besonders empfindlich auf den veränderten Genzustand reagieren, während der Schlundapparat unbeeinflusst eine Normalentwicklung durchlaufen würde.

Es könnte aber zweitens auch so sein, dass im mutierten Genotypus früher oder später die Entwicklung eines jeden Organsystems von der direkten Wirkung des Locus abhängen würde, dass aber die kritischen sensiblen Phasen für die verschiedenen Systeme auf verschiedenen Entwicklungsstufen lägen. Diejenigen Organe, die zur Zeit des Absterbens der Letallarve noch normal erscheinen, wären dann nur deshalb nicht geschädigt, weil sie erst später in der Entwicklung in „ihre“ sensible Phase einträten.

Der Entwicklungsstillstand des letalen Individuums wird jedenfalls durch jene Teilsysteme bewirkt, die am frühesten eine für den Gesamtorganismus unentbehrliche Leistung nicht mehr vollbringen können. Dabei wird die Fortentwicklung aller jener Systeme sekundär behindert, die vielleicht noch über weitergehende Entwicklungspotenzen verfügen. Ob solche, im letalen Ganztier unrealisierbare Entwicklungspotenzen bei einzelnen Teilsystemen vorhanden sind, haben wir durch *Transplantationsversuche* geprüft.

Einzelne Anlagesysteme werden aus den genetisch letalen Larven heraus seziert und in normale Wirte implantiert. Hier haben sie Gelegenheit, in einem nutritiv und hormonal normalen Milieu, inmitten eines metamorphosierenden Wirtes ihre inhärenten Potenzen zu verwirklichen. Wir können später nach dem Schlüpfen

der Wirte die Implantate aus dem Abdomen der Fliege herauspräparieren und ihren Differenzierungszustand untersuchen. Es lassen sich 3 Typen des Verhaltens unterscheiden (Tabelle).

1. Das Transplantat leistet nicht mehr als im Verbande des absterbenden Spenders. So verhalten sich verschiedene Primordien von *lgl*, wie die grossen Imaginalscheiben, die Imaginalanlagen der Speicheldrüsen (Grob, 1946) und die männlichen Keimzellen (Gloor, 1943).

2. Im Transplantat setzt zunächst eine Fortentwicklung ein, die mehr oder weniger weit über die Leistung innerhalb des letalen Wirtes hinausgeht. Dann aber kommt es zum Entwicklungsstillstand. Beispiele dafür sind: *a*) die weiblichen Keimzellen bei *lgl* (Gloor, 1943), die bis zur Phase der Dotterbildung gelangen, *b*) der Eizellen von *lme*, die zwar völlig ausreifen aber doch steril bleiben (Schmid, 1949).

3. Das Transplantat entwickelt sich vollständig normal und vollendet die imaginale Differenzierung. Dies gilt für die somatischen Zellen der Gonaden der 3 Mutanten, ferner für die Imaginalscheiben

Tabelle.

Entwicklungsleistungen von 3 Letalmutanten von Drosophila melanogaster.

met. = normal metamorphosiert. † = keine Weiterentwicklung, absterbend. ? = nicht untersucht.

Mutante	Maximale Leistung der Ganztiere	Leistungen implantierter Primordien im normalen Wirt					
		Imag. Scheiben (Augen)	Speicheldrüse	Ringdrüse	Keimzellen		Gonaden soma
					♂	♀	
ltr	Verpuppung u. regionale Metam. im Kopf. u. Thorax	met.	met.	?	reif beweglich	± reif	met.
lgl	Verspätete Pupariumbildung ,,Pseudopuppen“	†	†	met.	†	zuerst normal, dann †	met.
lme	3. Larvenstad. mit disproportioniertem Wachstumsmuster	met.	?	?	reif	reif, steril	met.

von *lme*, *ltr* und schliesslich für die imaginalen Primordien der Ringdrüse bei *lgl* (VOGT, 1947).

Aus unserer vergleichenden Zusammenstellung (Tabelle) ergibt sich zunächst, dass jeder der drei letalen Genotypen einzelne entwicklungsfähige Primordien enthält. *Der Entwicklungsstillstand und Tod des Ganztieres gibt somit keinen Aufschluss über die entwicklungsphysiologischen Leistungsvermögen der Teilsystems.* Zudem — und dies ist überraschend — besteht keine positive Korrelation zwischen dem Leistungsgrad des Ganztieres und den entwicklungsphysiologischen Potenzen seiner Einzelsysteme. Die Mutante *lme* stirbt stets vor der Metamorphose. Alle untersuchten Primordien metamorphosieren als Transplantate völlig normal — einzig die Eizellen scheinen steril zu bleiben. Eine *lgl*-Larve dagegen entwickelt sich als Ganzes weiter als *lme*. Sie bildet meistens ein Puparium. Ihre Anlagesysteme verfügen aber — mit Ausnahme der Ringdrüse und der Somazellen der Gonaden — über keine Metamorphosemöglichkeiten.

Wie sind nun Verhalten und Leistungen der genetisch normalen Primordien im normalen Wirtsverbande zu deuten ? Betrachten wir zunächst die *Fälle, wo keine normale Fortentwicklung* erfolgt, wo also das normale Wirtsmilieu nicht hilft.

Es stehen zwei Möglicheiten zur Diskussion:

1. Die Primordien werden *zu spät transplantiert*, d. h. zu einer Zeit erst, da irreparable Schäden eingetreten sind. So könnte das Versagen der Imaginalscheiben von *lgl* gedeutet werden. Wir können erst im 2. und 3. Larvenstadium transplantieren. Zu dieser Zeit zeigen aber die Imaginalscheiben der Spender bereits ausgesprochene Anzeichen einer zellulären Degeneration (HADORN, 1938). Ob eine früher ausgeführte Transplantation die Gewebe retten könnte, kann aus technischen Gründen nicht entschieden werden.

2. Der Letalfaktor verändert oder blokiert einen für Leben und Entwicklung unentbehrlichen Vorgang in den Zellen des Transplantates. Dieser Prozess könnte nur unter der Mitwirkung zelleigener Gene ablaufen. Die massgebenden Stoffe sind entweder nicht diffundierbar oder, wenn sie von aussen eindringend in die Zelle gelangen, finden sie den notwendigen genischen Reaktionspartner nicht. Die *Letalität* wäre in diesen Falle eine *primäre, zellautonome und irreparable* (vergl. BALTZER, 1940). Dass solche Systeme vor-

kommen, beweisen die Erfahrungen mit „cell-lethals" (DEMEREC, 1934). Durch somatische Chromosomen-Elimination können in normalen Drosophilakeimen kleinere Areale mit letaler Konstitution entstehen. In vielen Fällen gehen die betreffenden Zellen zugrunde, trotzdem sie bereits vom Zeitpunkt ihrer Entstehung an in einem genetisch normalen Milieu eingebettet lagen. Eine autonome und primäre Letalität ist für die Eizellen von *lgl* zu postulieren. Wie GLOOR (1943) gezeigt hat, entwickeln sich diese nach der Transplantation vorerst normal weiter; die Verpflanzung erfolgte also nicht zu spät. Erst nachträglich, bei der Ausreifung der Ovarien, gehen sie trotz des normalen Milieus zugrunde.

Wie sind die *positiven Leistungen der Transplantate*, d. h. jene Differenzierungen, die über das Stillstandsstadium der letalen Ganzlarve hinausgehen, zu erklären ?

Bevor wir diese Frage zu beantworten suchen, soll anhand der schematischen Abb. 2 unsere Auffassung von der *genphysiologischen Grundlage der Merkmalsbildung in verschiedenen Organen eines Organismus* dargelegt werden. Nebeneinander stehen hier drei Zellen (I—III) aus verschiedenen Organsystemen (z. B. Imaginalscheibe, Fettkörper, Hormondrüse). In jede Zelle sind 10 Genloci (1—10) eingetragen. Diese Gene bewirken je einen locusspezifischen biochemischen Prozess, dessen Produkt als Ring einer Wirkkette dargestellt ist. Die entwicklungsphysiologische Aufgabe des Zellsystems (z. B. eine bestimmte Merkmalsbildung = verschiedene Symbole oben in I und III) wird nur vollendet, wenn kein Kettenglied fehlt. Wir nehmen nun an, dass entsprechend den verschiedenen Zell-Leistungen — in den drei Systemen je verschiedene Genloci zum Einsatz kommen (dick umrahmte Loci mit Pfeil). Andere Loci (schwach umrahmt) würden keinen Beitrag zur spezifischen Zelleistung liefern und wären in dem betreffenden System entbehrlich. Wir nehmen weiter an, dass die Wirkkette, die zur Merkmalsbildung in einem Zellsystem führt, aus zweierlei Gliedern besteht: 1. aus solchen Gliedern, die durch *zelleigene Gene („intrinsic factors")* und 2. aus Gliedern, die durch *zellfremde Gene („extrinsic factors"*, vergl. auch BALTZER 1950) bewirkt werden. Zu den Kettengliedern zweiter Art sind Zellnährstoffe (Beispiel: Glied *a* aus Fettkörper, II) oder auch Hormone (Glied *b* aus Hormondrüse, III) zu rechnen.

Nehmen wir nun an, es sei Locus 3 (!) durch Mutation zum Ausfall gekommen oder inaktiv geworden; dann wird in System III das Glied *n* ausfallen. Dies führt zum Abbruch der Wirkkette in III. Die Entwicklung bleibt hier stehen, und die im Zellsystem III auftretenden Phäne des Schädigungsmusters sind als Effekte einer *primären Pleiotropie* (HADORN 1945) zu registrieren. Die Mutation am Locus 3 verunmöglicht aber auch die Bildung des Gliedes *b*; dadurch wird nicht nur die Vollentwicklung

in III verhindert, sondern auch die Merkmalsbildung in I unmöglich. Die hier entstehenden Schädigungen sind *sekundär pleiotrope Phäne*, insofern als die genetische Konstitution der merkmalsbildenden Zellen nicht direkt beteiligt ist.

Wird nun im Falle einer Transplantation Zellsystem I aus einem Spender, bei dem der Locus 3 zu einem Letalfaktor mutiert ist, in einen genetisch normalen Wirt implantiert, so empfangen die implantierten

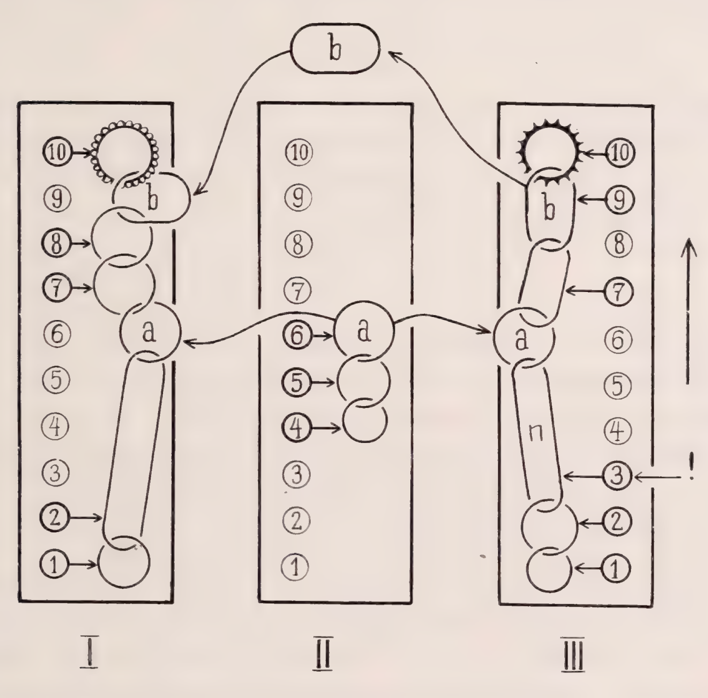


Abb. 2.

Schema der genphysiologischen Grundlagen der Differenzierung und Merkmalsbildung in verschiedenen Zellsystemen eines Organismus. Der Pfeil rechts gibt die Richtung der Entwicklung an. Erklärungen im Text.

Zellen vom Wirte die Kettenglieder *a* und *b*. Sie werden dadurch zu einer vollständigen und normalen Entwicklung befähigt. Wir bezeichnen *eine solche Wirtshilfe als nicht-locus-spezifisch.* Dieser Terminus soll darauf hinweisen, dass die vom Wirt gelieferten Stoffe keine direkte Beziehung haben zur Aktivität des mutierten Locus (3); es sind dies vielmehr Stoffe, die auch von jedem normalen Zellsystem des Typus I von aussen her bezogen werden müssen.

Eine andere Versuchsanordnung ist verwirklicht, falls ein letales Primordium von Typus III, bei dem die Mutation am Locus 3 eine

primäre Schädigung bedingt, in einen normalen Wirt implantiert wird. Erweist sich die Letalität des Transplantates als irreparabel, so bedeutet dies, dass der Genwirkstoff 3 des Wirtes entweder die ihn produzierenden Zellen nicht verlassen, oder aber keine entwicklungsfördernde Hilfe in den Implantatszellen auslösen kann. Würde sich dagegen das Implantat normal entwickeln, so müsste das dem Locus 3 zugeordnete Kettenglied von den Wirtszellen geliefert werden; dann aber läge eine locus-spezifische Wirtshilfe durch einen genbedingten Wirkstoff vor, der wegen der Letal-Mutation in den Implantatszellen selbst nicht entstehen kann.

Die Annahme ist berechtigt, dass einige positive Leistungen der von uns untersuchten Transplantate auf *nicht-locusspezifischen Wirtshilfen* beruhen. Im besondern gilt dies für die normale Metamorphose der *lme*-Imaginalscheiben. Diese Interpretation stützt sich auf folgende Befunde: 1. Die *lme*-Primordien scheinen zur Zeit der letalen Krise der *lme*-Larve histologisch völlig normal; darin unterscheiden sie sich grundlegend von den Imaginalscheiben der *lgl*-Mutante. 2. Mein Mitarbeiter Schmid (1949) konnte zeigen, dass der Entwicklungsstillstand bei *lme* durch ein eigentliches „Verhungern" verursacht wird. Es gelingt nämlich, wie die Abb. 1 zeigt, das für *lme* typische Schädigungsmuster bei normalen Larven durch Nahrungsentzug während einer bestimmten Entwicklungsphase vollständig mutationsgetreu zu kopieren. 3. Aus Fütterungsversuchen ergibt sich sodann die interessante Tatsache, dass hungernde *lme*-Larven wohl fähig sind, ihren Fettkörper neu aufzubauen, wenn nur Fett oder nur Zucker gefüttert wird. Dagegen unterbleibt der Aufbau des Fettkörpers bei reiner Eiweiss-Nahrung. Im Gegensatz dazu können genetisch normale Hungerlarven den Fettkörper nicht nur bei reiner Fett- oder reiner Kohlenhydratdiät, sondern auch bei reiner Eiweissfütterung aufbauen.

Aus diesen Befunden ist zu schliessen (Schmid, 1949), dass der *lme*-Locus offenbar einen Teilprozess des Eiweiss-Stoffwechsels unterbindet, so dass die mutierten Tiere an einem „Einweisshunger" zugrunde gehen. Wo der Letalfaktor primär angreift, lässt sich nicht entscheiden, jedenfalls nicht in allen Körperzellen, sondern irgendwo im Verdauungs- oder Speicherapparat. Als Implantate partizipieren die *lme*-Imaginalscheiben am normalen Ernährungsstoffwechsel des Wirtes. Was sie vom Wirt empfangen, steht in keiner Beziehung zu der Tatsache, dass in ihren Zellen der *lme*-Locus mutiert hat. Auch

genetisch normale Primordien der gleichen Zellkategorie würden diese nicht-locusspezifische Hilfe nötig haben.

Eine entsprechende Deutung kommt auch für das Verhalten einzelner Primordien von *ltr* in Frage. Wir erinnern daran, dass eine *translucida*-Puppe im besten Fall eine regionale Metamorphose im Kopf und Thorax durchführt, dass dagegen das Abdomen auf dem Vorpuppenstadium stehen bleibt. Warum hier nicht metamorphosiert wird, wissen wir noch nicht. Vielleicht ist die Hormonkonzentration zu schwach, so dass es nicht für den ganzen Körper ausreicht. Vielleicht sind auch Teile des imaginalen Reaktionssystems im Abdomen primär betroffen. Möglicherweise kann die regionsspezifische Wirkung auch auf einer erhöhten Empfindlichkeit der Abdominalzellen dem Letalfaktor gegenüber beruhen. Dies wäre vergleichbar mit einem Ergebnis von POULSON (1945) der fand, dass eine Deficiency für den Letalfaktor *l*-7 im Abdomen und Thorax, nicht aber im Kopf zellletal wirkt.

Jedenfalls aber gibt es im Abdomen der *ltr*-Mutante Anlagesysteme, die als Implantate normal metamorphosieren können. Werden z. B. Genitalimaginalscheiben transplantiert, so entwickeln sie im Wirt alle Differenzierungen des imaginalen Geschlechtsapparates. Auch die *ltr*-Gonaden werden als Transplantate imaginal. Beide Primordien bleiben dagegen in der *ltr*-Puppe innerhalb des nicht metamorphosierenden Abdomens unentwickelt. Wie für die *lme*-Imaginalscheiben nehmen wir auch für diese *ltr*-Primordien an, dass sie nur sekundär behindert werden und als Transplantate sich dank einer nicht-locusspezifischen Wirtshilfe (hormonaler oder nutritiver Art) differenzieren.

Ob sich aus unserem Material auch Fälle ergeben, wo ein letales Transplantat durch eine *locus-spezifische Wirtshilfe* „gerettet" wird, erscheint recht fraglich. Wir kennen zwar einige wenige Beispiele solcher Wirts-Transplantats-Beziehungen. Bei *Drosophila* kann vom Wild-Wirt ein *vermilion*$^{+}$-Stoff (Kynurenin) in implantierten Augenimaginalscheiben der Mutante *vermilion* (die selbst diesen locusspezifischen Stoff nicht produziert) eine vollständige Augenpigmentierung bewirken. Aehnliche Mechanismen sind bis jetzt für Letalmutanten nicht nachgewiesen. Am ehesten käme in Frage ein *lgl*$^{+}$-Stoff für die Metamorphose-Leistung der Ringdrüsen- und Gonadenprimordien. Da aber die zahlreichen Transplantationsversuche bei *Drosophila* und andern Objekten zeigten, dass nur aus-

nahmsweise die gen-spezifische Merkmalsbildung durch das Wirtsmilieu bestimmt werden kann, dürfen locus-spezifische Wirtseinflüsse nur dann postuliert werden, wenn zwingende Gründe oder schlüssige Beweise vorliegen. Solche aber sind bis jetzt für letale Systeme nicht erbracht.

Conclusions.

The conclusions presented in this paper are based on an experimental analysis of lethal mutants in *Drosophila melanogaster.*

1. Every process of growth, development and differentiation is controlled by the action of numerous chromosomal loci, each of them furnishing its specific contribution to ontogenesis.

2. If, through mutation, a genic locus is altered or deficient, a pleiotropic and *locus-specific "pattern of manifestation"* arises.

3. In a great many mutations this pattern of manifestations becomes a "*pattern of damage*" which leads to a lethal effect.

4. Whether or not a pattern of manifestation develops into a lethal pattern of damage, depends first on the physiogenetic weight of the mutated locus and secondly on the degree of the mutational alterations involved.

5. In a pleiotropic pattern of damage two kinds of cell-specific characters (phenes) can be distinguished:

a) *primary phenes*, due to the genetic constitution of the intrinsic cell factors.
b) *secondary phenes*, due to the gentic constitution of extrinsic cell factors acting in other cell-systems of the same organism.

6. Lethal phenes in different cell systems within a lethal genotype may become manifest at different stages of development.

7. *Transplantation experiments* are the most reliable approach to distinguishing between primary and secondary phenes of a genotype.

8. The ontogenetic processes are based on a *chain of reactions*, every link of which being the result of the action of at least one genic locus.

9. The differentiation in cell-systems depends on two kinds of links:

a) *intrinsic links*, due to the genes of the differentiating cells themselves;
b) *extrinsic links*, due to genes of other cell-systems within the same organism.

10. Normal development within a normal host of transplanted primordia from lethal donors can, in most cases, be explained by assuming that only the necessary extrinsic links are provided by the host. Such support from the host is "*non-locus-specific*" in as far as there is no direct relation to the action of the mutated locus, which is present in the transplanted cells.

11. There is no evidence of a lethal transplant where an intrinsic link has been replaced by the normal host in such a way as to claim a "*locus-specific* contribution".

LITERATURVERZEICHNIS:

1930. Baltzer, F. *Ueber die Entwicklung des Tritonmerogons Triton taeniatus* (♀) × *Triton cristatus* ♂. Rev. suisse Zool., *37*. — 1940. Baltzer, F. *Ueber erblich letale Entwicklung und Austauschbarkeit artverschiedener Kerne bei Bastarden*. Naturwissenschaften, *28*. — 1950. Baltzer, F. *Chimären und Merogone bei Amphibien*. Rev. suisse Zool. — 1934. Demerec, M. *Gene deficiencies as cell lethals in Drosophila melanogaster*. American Nat., *68*. — 1943. Gloor, H. *Entwicklungsphysiologische Untersuchung an den Gonaden einer Letalrasse (lgl)* von *Drosophila melanogaster*. Rev. Suisse Zool., *50*. — 1949. Gloor, H. *Biochemische Untersuchungen am Letalfaktor „letaltranslucida" (ltr)* von *Drosophila melanogaster*. Rev. Suisse Zool., *56*. — 1946. Grob, H. *Entwicklungsphysiologische Untersuchungen an den Speicheldrüsen der Letalrasse lgl* von *Drosophila melanogaster*. Arch. Klaus-Stiftg. Vererb. Forschung, *21*. — 1937 *a*. Hadorn, E. *Die entwicklungsphysiologische Auswirkung der disharmonischen Kern-Plasmakombination beim Bastardmerogon Triton palmatus* (♀) × *Triton cristatus* ♂. Roux' Arch., *136*. — 1937 *b*. — Hadorn, E. *Transplantations of gonads from lethal to normal larvae in Drosophila melanogaster*. Proc. Soc. exp. Biol. and Med., *36*. — 1938. Hadorn, E. *Die Degeneration der Imaginalscheiben bei letalen Drosophila-Larven der Mutation „lethal giant"*. Rev. Suisse Zool., *45*. — 1941. Hadorn, E. *Hormonale und genetische Voraussetzungen der Metamorphose*. Rev. Suisse Zool., *48*. — 1945. Hadorn, E. *Zur Pleiotropie der*

Genwirkung. Arch. Jul. Klaus-Stiftg., Ergänzungsband zu Bd. *20.* — 1948 *a.* HADORN, E. *Genetische und entwicklungsphysiologische Probleme der Insektenontogenese.* Folia Biotheoretica, *III.* — 1948 *b.* HADORN, E. *Gene action in growth and differentiation of lethal mutants of Drosophila.* Symp. Soc. exp. Biol., *2*, Growth. — 1949. HADORN, E. *Zur Entwicklungsphysiologie der Mutante „letaltranslucida" (ltr)* von *Drosophila melanogaster.* Rev. Suisse Zool., *56.* — 1940. POULSON, D. F. *The effects of certain X-chromosome deficiencies on the embryonic development of Drosophila melanogaster.* J. exp. Zool., *83.* — 1945. POULSON, D. F. *Somatic mosaics and the differentiation of imaginal discs in Drosophila.* Genetics, *30.* — 1949. ROSIN, S. *Lokalisation des Faktors „letal-translucida" (ltr)* von *Drosophila melanogaster.* Rev. Suisse Zool., *56.* — 1949. SCHMID, W. *Analyse der letalen Wirkung des Faktors lme (letal meander) von Drosophila melanogaster.* Zeitschr. Vererbungslehre (*83*). — 1947. VOGT, M. *Verhalten transplantierter Ringdrüsen letaler Drosophila-Larven.* Z. Naturf. *2 b.*

DISKUSSION

DALCQ:

La base logique de toutes ces belles recherches réside dans l'équipotentialité nucléaire. Cependant, dans certains territoires, les cellules deviennent polyploïdes. Ce fait n'interviendrait-il pas dans l'activité intrinsèque ou extrinsèque des gènes ?

HADORN:

In Geweben mit verschiedenem Polyploidiegrad gibt es, so viel wir wissen, nur quantitative Genom-Unterschiede. Die letale Konstitution wird somit nicht verändert, so dass unsere Folgerungen durch die Polyploidisierung nicht berührt werden. Im übrigen bleiben in letalen Larven *(lgl, lme)* die Speicheldrüsenkerne abnorm klein; die Polytaenie erreicht also den normalen Grad nicht. Diese Minderleistung könnte sowohl durch zelleigene (intrinsic) wie durch äussere, d. h. hormonale resp. nutritive Faktoren (extrinsic) verursacht werden.

EMBRYOLOGY OF MAMMALIAN GENES

by

Hans Grüneberg [1]

Embryology and Developmental Genetics are co-extensive. That they occupy separate departments in our universities is due to an historical accident, to different methods of approach and to different materials favoured by the two. Nonetheless, if real progress is to be made, they will have to be amalgamated and integrated. This will be a process of give-and-take in which the concepts of embryology, and particularly of experimental embryology, will have to be digested and assimilated by genetics, while a similar process in reverse involving the concepts of genetics will have to be undergone by embryology.

In this contribution the present knowledge of the embryology of some gene effects in the mouse will be reviewed. The discussion will be confined to those conditions where direct embryological evidence is available; and the interest is focussed on the early manifestations rather than on the later ramifications of gene effects. Completeness is not aimed at; in particular, the genes for hydrocephalus (references 8, 9, 10, 11) and for shaker-short (4, 5, 7) have not been included, as they are in need of further study. References are given to papers on the embryology of gene effects; for a more complete documentation, the reader may be referred to two books by the present author (32, 34).

Perhaps it is unnecessary to point out that a stock-taking at this stage cannot be expected to give spectacular analytical results. Hardly a score of conditions have so far been studied embryologically (though many more are available) and not even in all of these is the information as complete as one might desire. Some of it is given in Table 1.

---

[1] University College, London.

TABLE 1.

Approximate time of onset of visible gene effects in the mouse.

Condition	Symbol	Onset		Refer-ences
	t^1/t^1	before implantation	Not yet identified; lethal. t^1 and t^0 are probably chromosomal aberrations involving the chromosome carrying short-tail (T).	23, 1
Yellow (homozygote)	A^y/A^y	5⅓	Blastocysts normal prior to implantation; they degenerate on implantation which remains incomplete.	41
	t^0/t^0	5½	Normal until early egg cylinder stage. No separation of ectoderm into two spherical masses; entoderm abnormally thick and coarse; lethal.	25, 1
Kinky tail (homozygote)	Ki/Ki	7	Hyperplasia of embryonic tissue leading to duplication of organs, to formation of extra embryonic axes or to complete twinning; lethal.	28
Posterior reduplication		? 7½	So far only traced to 11th day. Excess material ("pelvic mass") leading to ± complete duplications of posterior half of body.	17
Pseudencephaly		7½	Anomaly is mechanical consequence of fact that brain and neural tube too large in relation to rest of embryo; possibly due to disturbed separation of germ layers.	6, 3
Short-tail (homozygote)	T/T	8½-9	Absence of notochord; posterior half of body greatly reduced; failure of vascular connection with the mother. Lethal, but some tissues viable.	16, 2 21
Kreisler	kr/kr	9	Ear vesicles formed too far from myelencephalon followed by defective differentiation of the labyrinth.	36
Danforth's short-tail (homozygote)	Sd/Sd	9	Degeneration of tail and the whole notochord; failure of ureteric buds to branch leading to absence of kidneys; persistent cloaca; no rectum or anus.	27
Short-tail and tailless	T/+ T/t^1 T/t^0	10	Notochord does not extend through the whole tail followed by degeneration of its distal part, or the whole of it if devoid of notochord.	16, 2
Anophthalmia	ey/ey	10	Optic vesicle inhibited and usually too small to induce lens; eye completely absent in most animals later on.	15, 1
Danforth's short-tail (Heterozygote)	Sd/+	10	Degeneration of distal part of tail and the whole notochord; failure of ureteric buds to branch may lead to reduced or missing kidneys.	27

Condition	Symbol	Onset		References
Harelip		10¾	Retarded growth of maxillary processes leading to failure of medial and lateral nasal processes to fuse; also secondary tearing open of imperfect fusions.	40, 42, 43
Albinism	c/c	11	Recognizable at this stage by the absence of eye pigment which is now forming in pigmented mice.	32
ub-epidermal blebs Little and Bagg)	my/my	12	Superficial blebs of clear fluid and thrombi in deep vessels in eye and foot region leading mechanically to various deformities.	3, 39
Iemimelia tibiae	lx/lx	12½	Morphological anomaly of hind limb visible before blastemal chord formation; reduction or absence of tibia; hallux may be absent; usually it is present, has 3 phalanges and may be duplicated.	12
Polydactylism		12½	Morphological anomaly of hallux traced to stage just before blastemal chord formation.	13
iderocyte anaemia fixed-tail belly-spot	f/f	12½	Arises when liver starts making erythrocytes; these have reduced haemoglobin concentration, but contain free iron; ankyloses of tail vertebrae develop later.	30, 37
Macrocytic anaemia (dominant spotting)	W/W	12½	Arises when liver starts making erythrocytes; these are saturated with haemoglobin and of increased size, but greatly reduced in numbers.	1, 29, 31, 2
Congenital hydrocephalus	ch/ch	12½	Generalized delay in chondrification by about one day followed by normal histogenesis; shortening of basicranium leading mechanically to fatal hydrocephalus.	33, 22
Undulated (tail)	un/un	13	Reduction in size of the axial skeleton and scapula in the blastemal chord stage leading to various anomalies of the vertebral column and replacement of the acromion by a ligament.	35

The times of onset as given in Table 1 are approximate only; uncertain initial signs of some anomalies have been disregarded though some of them may turn out to be real on re-investigation; also, the accuracy of timing of the embryos is not the same throughout, nor have all the authors used the same conventions concerning the zero-point of development. Uncertainties of this kind may

shift the onset of visible gene effects back by a fraction of a day in some cases. Nonetheless, morphological methods, in the majority of cases, will not add much to the picture. The question arises whether the onset of visible gene effects indicates (very nearly) the onset of gene activity; or whether there is a preceding phase of invisible gene action; or, indeed, whether gene action could not be traced back to the fertilized egg if the whole story were known.

This, of course, is the old controversy between preformation and epigenesis in a new guise. It is probably safe to say, in a mammal, that as the visible structures of the embryo come into being epigenetically, so the genes which control these structures start acting one after the other. Genes thus presumably remain dormant until their services are required in the course of development. It thus cannot be the general rule that gene effects (as distinct from the genes themselves) are traceable to the fertilized egg, though this will apply to a small minority of genes. Nor will it necessarily be true to say that a gene whose effects have been traced back to the 10th day has been more completely analyzed than another gene whose effects have been traced to the 12th day of development. Indeed, I am tempted to say that the reverse may be true in some published cases where the connection between anomalies of the blastocyst stage and anomalies present at birth or later is too tenuous to be convincing.

The majority of developmental geneticists will thus not expect to trace gene effects back to the fertilized egg (save in exceptional cases). However, there is a wide-spread belief that the visible effects of genes are (or may be) preceded by a period of gene activity which cannot be detected by morphological methods. This is clearly so where a gene controls some general biochemical disturbance which is only made manifest in an organ or structure which requires the deficient substance for its development. Here the morphological effect is a secondary gene effect and, like all secondary effects, it is liable to be cured (or prevented) by transplantation into a normal host.

However, the situation is different where a transplant differentiates autonomously (that is, according to its origin). In this case, two alternatives present themselves. Either the differentiation of the transplant is under the direct control of the abnormal gene present in its cells; in this case there is no reason to assume that a

period of " invisible " gene activity has preceded visible differentiation. Alternatively, the abnormal development has been impressed on the transplant from outside prior to differentiation, a process analogous to " determination " in experimental embryology. In this case an irreversible and presumably chemical influence has " determined " the fate of the transplant once and for all at the beginning, and differentiation continues under the influence of this initial imprint, but not under that of the abnormal gene carried in the transplant. These two alternatives can, in principle at least, be distinguished by transplantation experiments. Differentiation under the direct control of the gene carried in its cells will lead to autonomous development of the transplant no matter how early transplantation has been carried out; differentiation as a result of " determination " should lead to development according to the host on early, but to autonomous development on later transplantation. It seems that no such case involving a single gene effect has yet been authenticated. However, " determination " remains an ugly alternative in all cases of autonomous development of transplants; for, no matter how early these have been carried out, a still earlier " determination " can always be postulated.

However, the concept of " determination " leads to improbable consequences. Processes controlled by single genes may continue through long periods and involve many cell generations. If such a process were " determined " at the beginning, the chemical substance involved would soon be inactivated by dilution unless it is self-perpetuating. To make the concept work, we thus have to create an *ad hoc* system of self-perpetuating units, while at the same time the system of units actually in the transplant (the gene in question) is declared inactive. Such a mental contortion cannot be seriously considered unless we are forced to it by weighty evidence; and this has not yet been produced.

If there is no determination of single-gene effects, how is one to explain the observed facts of determination in experimental embryology ? It may be suggested that although no single-gene effect is " determined ", the phenomenon is the result of several genes coming into play one after the other. The situation may be analogous to Evolution which is supposed to be irreversible though it is brought about by gene mutations each of which is reversible;

irreversibility of the process as a whole is due to the integration of many units. Similarly, determination probably happens in stages which successively narrow down the developmental possibilities of a region until in the end it has become completely "determined"; the ultimate morphological result is thus determined by a series of preceding gene effects on the biochemical level.

In the absence of "determination" there should thus be two categories of gene effects in Table 1. These are secondary effects which, in principle, are curable or preventable by transplantation, and effects under the immediate control of the gene in the abnormal organ or tissue which will differentiate autonomously. In practice, these two categories can rarely be distinguished in mammalian genes with early manifestation. In the case of some coat colour genes, including albinism, somatic mosaics (a natural transplantation experiment) have shown autonomous development of mutated sectors (32); one should not forget, however, that dependent differentiation is much less likely to be discovered as a result of somatic mutation than autonomous differentiation.

Tissue culture may give information about the developmental potentialities of embryonic organs or tissues when isolated from the rest of the embryo and, of necessity, in an artificial environment. Though the potential viability of some tissues of the lethal T/T (short-tail) homozygote has been demonstrated by this method (21), it has not otherwise been used for the analysis of early embryonic gene effects in mammals. Ovarian transplantation between mice of different genetic constitutions (41) or the explantation of whole embryos on to the extraembryonic coelom of the chick (26) may give information on the relation between mother and embryo, but not on the relations of various parts of the embryo to each other.

Gene-controlled anomalies are almost the only source of information about embryonic induction in mammals [1]. The material of Table 1 shows the existence in mammals of some inductive relationships which had been established experimentally in other groups. For instance, the induction of the lens by the eye-cup is seen in anophthalmia (15) which also demonstrates that in the mouse

[1] Sporadic monstrosities may give clues; however, no direct embryological evidence is forthcoming in such cases, and one is reduced to intelligent guesses as to what may have happened in development. Experience in developmental genetics has shown how often very plausible guesses are erroneous.

the formation of a lens is not secured by " doppelte Sicherung ". The inductive relationship between myelencephalon and labyrinth is confirmed for the mouse by the mutant gene kreisler (36). Much information concerning inductive relationships can probably be gleaned from the double monsters and organ duplications of the Kinky-tail homozygote (28).

While in these and other cases the evidence is mainly confirmatory, other instances illustrate or suggest inductive relationships not yet established by the methods of experimental embryology. In Danforth's short-tail, it can be shown that the branching ureter bud induces the metanephrogenic tissue to form secretory tubules (27). A syndrome involving absence of rectum and urethra with persistence of a cloaca together with abnormalities of the axial skeleton (tail) occurs in a long list of different genotypes of which the Sd/Sd homozygote is one; it has been suggested (19, 20) that this syndrome which is sometimes accompanied by kidney defects, and which also occurs in the rat, may owe its existence to " an inductive relationship by which the normal development of the posterior gut and urogenital system is connected with the development of the axial system ". It seems likely that similar experiments carried out by genes will be of considerable assistance to experimental embryology.

While the genes under discussion confirm and extend the inductive relationships established by different methods for different organisms, it seems that in all these cases the gene does not *primarily* interfere with these processes. On the contrary, it seems that throughout the disturbance is of a mechanical rather than a chemical kind and, for that reason, presumably secondary in nature. For instance, in the case of anophthalmia, if the eye evagination remains too far from the epidermis, no lens is formed; however, sometimes it grows sufficiently to induce a lens; this shows that both the inductive stimulus and the competence of the reacting tissue are unimpaired; they are simply kept apart in space. Similarly, in the case of kreisler, the ear vesicles are laid down too far from the myelencephalon so that the inductive effect of the latter on the labyrinth cannot function properly; again the disruption of the inductive relationship seems to be purely mechanical, and it is by no means obvious why the ear vesicles are formed in the wrong place in the first instance. Again in the case of the kidney defects

of Sd/+ and Sd/Sd mice both the inducing stimulus of the ureteric branches and the competence of the metanephrogenic tissue seem to be intact, as normal kidney elements are formed to the extent to which the two are brought together. Generally, so far as one can see, the mammalian genes so far studied, although many of them interfere with inductor mechanisms, seem to do so only by mechanical separation. No case is so far known in which either inductor or competence is inactivated as such by gene action.

It would, of course, be absurd to generalize this statement. Sooner or later such cases will no doubt be found; indeed if they were not, this would constitute a major problem. However, the apparent absence of such cases in a sample of about twenty genes and chromosomal aberrations seems to show that inductor mechanisms are disturbed more often by experimental embryologists than by genes. It is perhaps premature to speculate why this should be so. There are several possibilities. One of these is that a high stability of inductive mechanisms may offer a selective advantage and that for that reason the genes controlling these relationships have low mutation rates. Another suggestion involves the number of distinct gene-controlled steps by which a substance (say, one responsible for competence) is synthetized; if there are many such successive steps, each of these is liable to be disturbed by mutation; and each mutation will interfere with the ultimate product; if there are few such steps, this is much less likely to happen, and this speculation might be advanced in our case. No doubt there are many others, but it is doubtful whether one should pursue the matter further at this stage.

It is not possible at present to give a satisfactory classification of early Mammalian gene effects. Early lethals like A^y/A^y (and possibly t^1/t^1) may well be expressions of some generalized biochemical defect. The mechanisms which interfere with the formation of the germ layers (t^o/t^o) or their separation from each other (pseudencephaly ?) are far from clear. Next there is a whole group of conditions in which localized structures fail to grow at the normal rate (the maxillary process in harelip; the eye evagination in anophthalmia; the ureteric bud in Sd/+ and Sd/Sd; the axial skeleton in undulated), while in another group there is localized excess growth (Kinky homozygote, posterior reduplication, polydactylism); the gene for hemimelia tibiae seems to stand in between these

groups, with localized defects in some and excess growth in other localities. Finally, there is a group of genes interfering with histogenesis which may be only delayed (congenital hydrocephalus), or faulty; in the latter case, a single substance may be involved, such as haemoglobin in the case of the anaemias, or melanin pigment in the case of albinism; here again, a comparatively simple biochemical basis may ultimately emerge.

The unsatisfactory nature of this attempt at classification is obvious. Like all the other open questions which have been touched in this contribution it constitutes a challenge for future research.

REFERENCES

1. DE ABERLE, S. B. 1927. Am. J. Anat., *40*, 219-247. — 2. ATTFIELD, M. 1950. J. Genetics (in the press). — 3. BONNEVIE, K. 1934. J. Exp. Zool., *67*, 443-520; 4. — 1936 *a*. Acta pathol. et microbiol. Scand., Suppl. 26, 20-26; 5. — 1936 *b*. Genetica, *18*, 105-125; 6. — 1936 *c*. Skr. Norske Videnskaps-Akademi i Oslo, I. Mat.-Naturv. Kl., 1936, No. 9, pp. 39; 7. — 1940. Handb. d. Erbbiol. d. Menschen, *1*, 73-180; 8. — 1943. Skr. Norske Videnskaps-Akademi i Oslo, I. Mat.-Naturv. Kl., 1943, No. 4, pp. 32; 9. — 1945. Ibidem, 1944, No. 10, pp. 60. — 10. BONNEVIE, K. & BRODAL, A. 1946. Ibidem, 1946, No. 4, pp. 60. — 11. BRODAL, A., BONNEVIE, K. & HARKMARK, W. 1944. Ibidem, 1944, No. 8, pp. 42. — 12. CARTER, T. C. 1949. *Genetic Studies on Luxate Mice.* Ph. D. Thesis, Cambridge University. — 13. CHANG, TSO-KAN. 1939. Peking Nat. Hist. Bull., *14*, 119-132. — 14. CHASE, H. B. 1945. J. Comp. Neurol., *83*, 121-139. — 15. CHASE, H. B. & CHASE, E. B. 1941. J. Morph., *68*, 279-301. — 16. CHESLEY, P. 1935. J. Exp. Zool., *70*, 429-459. — 17. DANFORTH, C. H. 1930. Am. J. Anat., *45*, 275-287. — 18. DUNN, L. C. & GASPARI, E. 1945. Genetics, *30*, 543-568. — 19. DUNN, L. C. & GLUECKSOHN-SCHOENHEIMER, S. 1944. Proc. Nat. Acad. Sci., *30*, 173-176; 20. — & — 1947. J. Exp. Zool., *104*, 25-52. — 21. EPHRUSSI, B. 1935. Ibidem, *70*, 197-204. — 22. FELL, H. B. & GRÜNEBERG, H. (unpubl.). — 23. GLUECKSOHN-SCHOENHEIMER, S. 1938 *a*. Proc. Soc. Exp. Biol. a. Med., *39*, 267-268; 24. — — 1938 *b*. Genetics, *23*, 573-584; 25. — — 1940. Ibidem, *25*, 391-400; 26. — — 1944. Proc. Nat. Acad. Sci., *30*, 134-140; 27. — — 1945. Genetics, *30*, 29-38; 28. — — 1949. J. Exp. Zool., *110*, 47-76. — 29. GRÜNEBERG, H. 1939. Genetics, *24*, 777-810; 30. — 1942 *a*. J. Genetics, *44*, 246-271; 31. — 1942 *b*. Ibidem, *43*, 285-293; 32. — 1943 *a*. *The Genetics of the Mouse.* Cambridge University Press. Pp. XII + 412; 33. — 1943 *b*. J. Genetics, *45*, 1-21; 34. — 1947. *Animal Genetics and Medicine.* London. Hamish Hamilton Medical Books. Pp. XII + 296; 35. — 1950. J. Genetics (in the press). — 36. HERT-

WIG, P. 1944. Z. menschl. Vererbungs- u. Konst. Lehre, *28*, 327-354. — 37. KAMENOFF, R. J. 1935. J. Morph., *58*, 367-387. — 38. KAVEN, A. 1938. Z. menschl. Vererbungs- u. Konst. Lehre, *22*, 247-257; — 39. PLAGENS, G. M. 1933. J. Morph., *55*, 151-183. — 40. REED, S. C. 1933. Anat. Rec., *56*, 101-110. — 41. ROBERTSON, G. G. 1942. J. Exp. Zool., *89*, 197-231. — 42. STEINIGER, F. 1941 *a*. Z. menschl. Vererbungs- u. Konst. Lehre, *24*, 1-27; 43. — 1941 *b*. Ibidem, *24*, 571-581.

DISCUSSION

TÖNDURY:

1. Frage an den Referenten, ob Kopfmissbildungen wie Cyclopie, Otocephalie, auf Genwirkungen zurückzuführen sind ?

Es ist auffallend, dass der Bauplan dieser typischen Kopfmissbildungen immer derselbe ist, und zwar gleichgültig, ob es sich um Amphibien, Fische, Hühnchen, Säuger oder Mensch handelt. Es sind mir Fälle bekannt, die sicher auf eine genbedingte Störung hinzuweisen scheinen, wie Vorkommen von Cyclopie in Familien, in welchen auch andere Missbildungen beobachtet wurden, die sicher erbbedingt sind.

2. Hinweis auf das Vorkommen von Missbildungen am hinteren Körperende des menschichen Keimlings, die weitgehend übereinstimmen mit den Befunden, die bei Kurzschwanzmäusen beschrieben wurden. Beim menschlichen Keimling wird die Schwanzanlage unter normalen Verhältnissen sekundär zurückgebildet, wobei die Rückbildungsvorgänge eingeleitet werden mit einer Degeneration, die zuerst die Chorda dorsalis erfasst. Die starke Variabilität im Verhalten des caudalen Endes der Wirbelsäule weist daraufhin, dass dieser Rückbildungsvorgang die Tendenz hat, weiter cranialwärts fortzuschreiten. Ich verfüge über eine Reihe solcher Fälle, bei welchen im einfachsten Fall der Coccyx fehlt. Bei stärker gestörten Keimlingen ergreift die Reduktion das Sacrum, in einem Fall auch die Lendenwirbelsäule bis hinauf zu L_1. Diese Missbildungen, die von entsprechenden Defekten am Rückenmark begleitet sind, weisen Block-, Spalt- und Keilwirbelbildungen auf, ganz gleich wie Kurzschwanzmäuse. Ausserdem ergreift der Defekt auch innere Organe. Im einfachsten Fall entsteht eine Atresie des Anus, in stärkeren Fällen fehlt das Rectum, die Harnorgane sind mangelhaft oder überhaupt nicht angelegt. Infolge der Defekte im Achsenskelett kommt es zu einer abnormen Annäherung der beiden unteren Extremitäten, die im Extremfall miteinander verwachsen sind (Sympodie).

Die Beobachtungen an diesen menschlichen Missbildungen und der Vergleich mit T-, bezw. Sd-Mäusen legt die Vermutung nahe, dass es sich auch hier um sekundäre Rückbildung handelt, und es wird in diesem Zusammenhang darauf hingewiesen, wie wichtig die genaue genetische

Erfoschung von Mäusen mit erbbedingten Missbildungen für das Verständnis von Fehlbildungen beim Menschen ist. Bei Mäusestämmen, die mit einer bestimmten Missbildungsanlage behaftet sind, können die Störungen beliebig reproduziert und in allen Entwicklungsstadien untersucht werden, während wir beim Menschen höchst selten eine solche Missbildung im statu nascendi zu Gesicht bekommen.

GRÜNEBERG:

1. Genetically determined otocephaly in the guinea-pig has been described by Sewall WRIGHT; for a detailed discussion by the present author see reference No. 34. In this case, though a genetical basis is clearly present, single genes cannot be held responsible. What is inherited is the probability with which this particular accident of development happens; it is very rare in some and quite frequent in other strains of guinea-pigs. As no developmental studies have been carried out, it fell outside the scope of my paper.

2. The analogy of the human anomalies with Sd and similar mutants in the mouse is indeed striking. Over and above the involvement of anus, rectum and urogenital organs already mentioned, cases of sympody etc. analogous to the human terata have also been described in the mouse (GLUECKSOHN-SCHOENHEIMER, S. & L. C. DUNN, 1945, Anat. Rec., *92*, 201-213).



DIE MORPHOGENESE IN IHRER ABHÄNGIGKEIT VON ELEMENTAREN BIOLOGISCHEN KONSTITUENTEN DES PLASMAS

von

F. E. Lehmann [1]

Unser Symposion hat deutlich gezeigt, wie verwickelt die Prozesse der Primitiventwicklung und wie schmal die tatsächlichen Grundlagen sind, auf denen unsere Vorstellungen aufbauen. Besonders augenfällig wird unsere Situation, wenn wir das menschliche Ei betrachten, das trotz seiner Kleinheit eine Organisation von einem unübersehbaren Reichtum aus sich hervorgehen lässt. Doch soll uns dieser Umstand nicht zu mystischen und nebelhaften Spekulationen verleiten, noch dazu, es mit einem resignierten „ignoramus et ignorabimus" bewenden zu lassen. Vielmehr mögen die heute vorliegenden Tatsachen, wie sie insbesondere an unserem Symposion erörtet wurden, daraufhin gesichtet werden, wie weit sie sich zu einer vorläufigen Synthese und zu einer Neuformulierung der Probleme eignen.

Ich habe die Aufgabe übernommen, die Frage zu erörtern, wie sich plasmatische Faktoren an der Morphogenese beteiligen. Wir können darüber nur dann diskutieren, wenn wir uns zunächst die komplexe strukturelle Organisation des tierischen Keimes klar machen (s. Tabelle I).

I. Plasmatische Systeme und elementare biologische Plasmakonstituenten.

Im individuellen Entwicklungszyklus der Wirbeltiere gestaltet sich das relativ einheitliche Gefüge des Eies Schritt für Schritt

[1] Abteilung für Zoophysiologie, Zoologisches Institut der Universität, Bern.

Tabelle 1.

Hierarchie der Organisationsstufen.

Stufe	Morphogenetische Gesamtleistungen
1. *Ganzer Keim* (Individuum) (besteht aus: Blastemen)	Aufbau eines funktionstüchtigen Organismus von typischer Gestalt im Rahmen des Individualzyklus.
2. *Blasteme* (morphogenet. Einheiten) (bestehen aus: embryonalen Zellen) experimentell isolierbar und existenzfähig	Aufbau von Feldern, organogenetischen Arealen und Organanlagen unter Beteiligung von Selbstorganisierung, Induktion und Topogenese. Später anschliessend Differenzierung und allometrisches Wachstum. Stoffwechselcharakteristika: Induktionsstoffbildung und -resorption durch kompet. Blasteme. Topogenese u. K. H.–Stoffwechsel und ATP., Differenzierung und Nukleinsäuren; Permeabilität und Lipoide.
3. *Zellen* (morphogenet. Elemente) (bestehen aus: Zytosystemen, Rinde, Endoplasma, Kern) experimentell isolierbar und existenzfähig.	Vermehrung und Teilung. Verformung und Bewegungen. Affinitäten. Differenzierung. Stoffwechsel. Vieles unter Wechselwirkung der beteil. Zytosysteme. Genetische Kontinuität.
4. *Zytosysteme* Rinde, Endoplasma und Kern. (bestehen aus: komplexen Gefügen von Biosomen) isoliert nicht existenzfähig	Produktionen des Gengefüges. Produktionen des endoplasmatischen Biosomengefüges. Bildung der Struktur- und Stoffwechselträger. Wechselnde Oberflächeneigenschaften der Rinde. Phänomene der Adaptation und der Konkurrenz von Fermenten. Genetische Kontinuität.
5. *Biosomen* (bestehen aus: komplexen Gefügen von Makromolekülen. Vergleichbar der Organisationsstufe von Viren) isoliert nicht existenzfähig	Autoreproduktive elementare Einheiten plasmatischer Strukturen (Bildung und Lösung gelartiger Reticula) und Stoffumsetzungen und Synthese (Träger von Fermentkombinationen). Genetische Kontinuität ?
6. *Makromoleküle* Proteine Nukleinsäure Kohlehydrate Lipoide	Fermente. Sole – Gele. Fäden, Folien, Kugeln. Grenzflächen.

(DALCQ) in ein Gebäude von morphogenetischen Einheiten, die Blasteme, um, die relativ unabhängig und dementsprechend auch mikrochirurgisch zugänglich sind. Auch die Zellen, die morphogenetischen Elemente der Blasteme sind experimentell isolierbar und kombinierbar, wie insbesondere HOLTFRETER zeigte, während die Zellkomponenten Kern und Plasma noch nicht experimentell von einander getrennt und beliebig neu mit einander vereinigt werden können.

Somit besteht das primäre, experimentell gut angreifbare Problem der Entwicklungsphysiologie in der *Leistungsanalyse von isolierbaren morphogenetischen Einheiten*, vor allem der Blasteme, ev. auch der Blastemzellen. Diese Einheiten bringen „ab ovo“ mit sich eine einheitliche Bekernung und regionalspezifische plasmatische Differenzen. Es ist heute noch völlig unbekannt, wie die Tätigkeit der Zellkerne durch ihr spezifisches plasmatisches Milieu beeinflusst wird.

Die Gesamtleistungen von Blastemen (Neuralplatte, Epidermis, Extremitäten oder Labyrinth) lassen sich zunächst ohne Rücksicht auf die elementaren Zellkonstituenten ermitteln. Diese Blastemfunktionen hängen aber vermutlich in bestimmter Weise von der Tätigkeit der Kerne und der Plasmaelemente ab. Unsere Untersuchungen am Plasma des Eies von *Tubifex* (LEHMANN und BISS, 1949) zeigen eine komplexe submikroskopische Struktur auf: ein dreidimensionales Reticulum, dessen Fasern die Chromidien tragen, ähnlich wie es von MONNÉ aus Indizien für das Seigelei erschlossen wurde. Ähnliches wurde auch für das Plasma der Amoebe und des Tritonkeimes in unserem Institut gefunden. Ein Hauptanliegen der künftigen entwicklungsphysiologischen Analyse wird es sein müssen, die Bedeutung dieser Plasmaelemente, die wohl zum Teil autoreproduktiv sind und als „Biosomen“ zu gelten haben, zu ermitteln. Besonders BRACHET und GUSTAFSON haben das betont (s. a. MONNÉ).

Will man die Rolle dieser Plasmapartikel erfassen, so ist zu beachten, dass die Blasteme hochintegrierte Systeme sind (s. Tabelle). Die Erfahrung zeigt, dass jedes Niveau von Elementargebilden (Zellen, Zytosysteme, Biosomen und Makromoleküle) z. T. seine eigenen charakteristischen Gesetzlichkeiten hat. Hierin liegt die grosse Schwierigkeit, die Bedeutung der Plasmapartikel für die Blastemleistungen in zutreffender Weise zu fassen.

II. Das neuralbildende System und die neuralen Induktionsvorgänge als Modell entwicklungsphysiologischer Prozesse innerhalb eines Blastems.

A. *Die Leistungen des gesamten Blastems.*

Trotzdem der neurale Determinationsprozess sehr eingehend untersucht worden ist, bestehen noch viele Unklarheiten und umstrittene Interpretationen, wie Nieuwkoop dargelegt hat. Die Neuralisierung wie die Epidermisierung scheinen als Blastemprozesse abzulaufen. Dabei wird ein langsam stabilisierter Funktionszustand aufgebaut, der sich zum scharf begrenzten organogenetischen Areal weiter entwickelt.

Es ist eine immer noch offene Frage, ob es einen primären neuralen Funktionszustand gibt, der sich sekundär regional gliedert, oder ob von Anfang an qualitativ verschiedene regionale Differenzen erscheinen. Die am Symposion erörterten Befunde legten mir die Annahme nahe, dass in einem neuralen Funktionszustand stets zwei antagonistische Faktoren vorhanden seien, ein archenkephaler und ein spino-caudaler, die sich in analoger Weise polarisieren und sich überschneiden, wie der animale und der vegetative Funktionszustand beim Seeigelkeim (S. 38, Bemerkung Brøndsted). Das Mischungsverhältnis der beiden Faktoren könnte die endgültige Regionalität bestimmen:

Viel Archenkephal + wenig Spinal = Archenkephale Leistung.

Mässig Archenkephal + mässig Spinal = Deuterenkephale Leistung.

Wenig Archenkephal + viel Spinal = Spinale Leistung.

Für diese Annahme kann auch der Befund Toivonen's angeführt werden, dass in Geweben, die als heterogene Induktoren wirken, stets beide Faktoren enthalten sind, wenn auch in ganz verschiedenen Proportionen.

Die induzierten Neuralgebilde des Kopfes können nach dem Grad ihrer Komplexität in Reihen charakteristischer Realisationsstufen geordnet werden, die von minimalen Reaktionen über verschiedene Stufen zum Normalzustand führen (s. a. Lehmann 1948, Andres 1948). Es kann angenommen werden, dass Rangordnung und Ranghöhe der Differenzierungsleistungen Schlüsse zulassen auf die Intensität des ursprünglichen Neuralfeldes.

Bei der Aufgliederung des Neuralbereiches müssen charakteristische musterbildende Faktoren am Werke sein, die einmal näher verglichen werden sollten mit den Faktoren, die beim Zustandekommen des Zeichnungsmusters der Tiere (HENKE) eine Rolle spielen.

B. *Ueber die spezifische Beteiligung elementarer Zellbestandteile.*

Bei der Neurogenese lässt sich heute noch nicht sehr viel aussagen. Die These von der *indirekten Neuralinduktion*, die vor allem von HOLTFRETER (1948) entwickelt worden ist, postuliert, gestützt auf zytologische Beobachtungen und Experimente, eine primäre Veränderung intrazellulärer Strukturelemente (Lipochondrien) im kompetenten Blastem. Diese subletal zytolysierten Elemente sollen zelleigene Wirkstoffe abgeben, die nun ihrerseits den neuralen Funktionszustand auslösen. Diese Vorstellung schafft eine auffallende Parallele zum Aktivierungsprozess beim Seeigel. Alle aktivierenden Einwirkungen bringen nach MOSER zunächst bestimmte subkortikale Granula des Eies zum Zerfall. Dabei entstehen irgendwelche Stoffe, die ihrerseits das Ei aktivieren. Der von HOLTFRETER für die Auflösung von Plasmabestandteilen geprägte Ausdruck „subletale Cytolyse“ scheint mit nicht glücklich, der Begriff „indirekte Neuralinduktion“ ist wohl passender.

Während der Entstehung des neuralen Funktionszustandes vermehren sich die ribonucleinsäurehaltigen Chromidien nach BRACHET. Es ist nicht klar, ob es sich um freie Granula handelt oder um Partikel, die im fibrillären Reticulum des Cytoplasmas eingelagert sind. Wie weit die Chromidien wirklich an den neuralen Determinationsvorgängen beteiligt sind, scheint mir noch offen zu sein (s. u.). Fibrilläre Stränge in der Oberflächenhaut (Coat von HOLTFRETER) wie ein plasmatisches Retikulum kommen als Träger des Kontraktionsvermögens und der topogenetischen Aktivität in Frage. Hinweise ergeben sich aus mikroskopischen Befunden und elektronenoptischen Aufnahmen, die in unserem Laboratorium gemacht wurden.

C. *Elementarphysiologisches Geschehen und Blastemleistungen in ihren Wechselwirkungen.*

Im jetzigen Zeitpunkt ist es noch ganz ungeklärt, in welcher Weise die Tätigkeit der Biosomen des Plasmas bei der Entwicklucn des neuralen Funktionszustandes beteiligt ist. Zunächst ist night

zu entscheiden, ob der neurale Funktionszustand auf zwei polarisierten Gefällen verschiedener Stärke beruht. Immerhin liefern die Befunde Toivonens und Rotmanns Argumente zu Gunsten dieser Auffassung. Man könnte dann weiter fragen, ob diese beiden Gefälle auf der Tätigkeit zweier entsprechend verteilter Biosomenpopulationen mit charakteristischen stofflichen Produkten beruhe. Die Aktivierung könnte ebensogut durch direkte wie indirekte Induktion erfolgen, wobei immer noch erklärt werden muss, wieso regionalspezifische Gebilde entstehen. Auch hierfür schiene mir die Annahme von zwei enzymchemisch verschiedenen, sich konkurrenzierenden Partikelpopulationen recht angemessen, wobei diese Populationen durch die einwirkenden Induktionsstoffe gehemmt oder gefördert werden könnten.

So kommen wir in Uebereinstimmung mit Brachet und Holtfreter zur Annahme, dass beim neuralen Determinationsprozess tiefgreifende biochemische Wandlungen im Biosomengefüge auftreten. Es könnten verschiedene Stoffe in das Gefüge eingebaut werden, die sich hemmend bezw. fördernd auf die Vermehrung bestimmter Partikel auswirken.

Hierbei kann eine feldartige Ausbreitung diffusibler Stoffe erfolgen, die von den Partikelpopulationen gebildet werden. Die Konzentration dieser Stoffe könnte sehr wohl die Vermehrung dieser Populationen regulieren. Dabei könnten ferner Schwellenwerte eine Rolle spielen (Dalcq und Pasteels), oberhalb welcher eine Entwicklungsrichtung A und unterhalb welcher eine Entwicklungsrichtung B eingeschlagen wird. Mit Vorteil dürfte wohl bei der weiteren Analyse die Physiologie der Wuchs- und Wirkstoffe bei Mikroorganismen (Schopfer) herangezogen werden, die zweifellose mancherlei anregende Modellbeispiele liefern könnte. Ja sogar Modelle aus der anorganischen Chemie zeigen, dass quantitativ verschiedene Entstehungsbedingungen zu qualitativ verschiedenen Strukturen führen (Kohlschuetter). Im Bereich der Plasmapartikel ist somit eine enge Koppelung biochemischer und struktureller Elementarfaktoren zu erwarten. Holter (1949) macht mit Recht darauf aufmerksam, dass der quantitative Anteil biochemischer Prozesse an der Morphogenese verglichen mit dem Gesamtumsatz des Keimes klein und dass die Fermentspezifität relativ grob ist. Uns scheint, dass die Organisierung der chemischen Reaktionen in spezifisch strukturierten Kleinräumen entscheidend ist.

Wie weit die Beobachtungen BRACHETS über die Vermehrung der Chromidien in differenzierungsaktiven Blastemen für das eigentliche neurale Determinationsgeschehen wichtig sind, möchte ich noch offen lassen. Die Anwesenheit der Chromidien könnte auch zu den Realisationsbedingungen jedes intensiven Determinationsprozesses gehören, so wie ich es seinerzeit dargelegt habe (LEHMANN 1945, S. 126).

Es ist zu erwarten, dass Störungen des Proteinstoffwechsels das Determinationsgeschehen stark verändern könnten. Doch sind die bis heute vorliegenden Befunde nicht sehr reichhaltig. Die Vergröberung der fibrillären Gebilde des Zytoplasmas unter dem Einfluss des Li könnte nach GUSTAFSON in diesem Sinne interpretiert werden. Die primär eintretende Vergröberung der Fibrillen könnte sekundär sehr wohl die Synthesevorgänge der Proteine verändern und damit das Determinationsgeschehen stark beeinflussen (s. GUSTAFSON), sowohl beim Seeigel wie beim Amphib.

Auch neueste Versuche von ERLENMEYER und mir (1949) dürften möglicherweise die Proteinsynthese betreffen. Ein der Aminosäure Leucin isosteres Aminoketon hat sich bei der Larve von *Xenopus* als ein sehr stark regenerationshemmender Stoff erwiesen.

Eine relativ unspezifische Hemmung der energieproduzierenden Systeme könnte bei manchen kernbedingten Schwächezuständen vorliegen, insbesondere bei Bastarden und Merogonen. Einige Befunde sprechen deutlich für Mängel in der Bildung der Adenosintriphosphorsäure (ATP) (BARTH et al) und Ribonukleinsäure (BRACHET). ATP scheint vor allem auch die Kontraktionsleistung fibrillärer Proteine zu beeinflussen. Bezeichnenderweise sind in diesen geschwächten Keimen die topogenetischen Leistungen stark reduziert (s. LEHMANN, 1945). Da ATP ein diffusibler Stoff ist, wäre eine Vitalisierung ATP-defekten Materials durch normale Nachbarblasteme nicht überraschend.

Zusammenfassend lassen sich die erörterten Probleme so kennzeichnen: für die Steuerung des Determinationsgeschehens, z. B. der Neurogenese, kommt in Frage die Tätigkeit autoreproduktiver und sich wahrscheinlich konkurrenzierender Fermentsysteme (von Biosomenpopulationen). Hierbei könnte die Bildung fibrillärer proteinreicher Systeme wichtig sein, die wohl zugleich Fermentträger sind; dies könnte aus der Li-Wirkung vermutet werden.

Von grosser Bedeutung für Topogenese und Differenzierung sind die Systeme, die eine gewisse Stoffwechselintensität garantieren, wie die Chromidien. Hier könnte es sich in erster Linie um Realisatorsysteme handeln, die hauptsächlich organische Phosphate liefern.

III. Die Funktionen der Blasteme in ihrer Abhängigkeit von Kerneinflüssen.

Heute lässt sich die Kernwirkung im Ganzen, wie die Wirkung einzelner Gene in der tierischen Entwicklung hauptsächlich aus charakteristischen Manifestationsmustern (Hadorn & Grueneberg) ablesen. Diese äussern sich in räumlichen und zeitlichen Abweichungen von der normalen Morphogenese, während biochemische Manifestationsmuster, wie sie in grösserer Zahl von Neurospora und anderen Mikroorganismen bekannt geworden sind, bei Tieren noch kaum erfasst sind (s. z. B. Gloor 1949). Von besonderer Bedeutung ist der Umstand, dass einerseits verschiedene Gene, anderseits reine Milieueffekte wie Temperatur, Chemikalien etc., sehr ähnliche Störungsmuster hervorrufen können. Das legt die Vermutung nahe, dass Genwirkungen und äussere Einflüsse am gleichen Substrat vermutlich an den Partikelpopulationen des Plasmas ansetzen und dort entsprechende morphogenetisch wirksame Gleichgewichtsverschiebungen hervorrufen.

Merkwürdigerweise sind, wie auch Grueneberg hervorhob, sehr wenige klare Genwirkungen bekannt geworden, die im frühen Determinations- und Induktionsgeschehen eingreifen. (Zyklopie der Ratte, Doppelbildungen der Maus etc.) Grobe, relativ unspezifische genbedingte Störungen scheinen weniger selten zu sein, ähnlich wie bei den kernbedingt letalen Merogonen. Hier liegt der Gedanke an Störungen wichtiger energieliefernder Realisatorsysteme nahe. Angesichts dieser Situation ist die Frage zu stellen, ob nicht das Biosomengefüge des Eies die Primitiventwicklung bis zu einem gewissen Grade garantiert, sofern die Realisatorsysteme normal sind und dass das Eingreifen der Gene erst in den späteren Phasen der Entwicklung in steigendem Masse intensiviert wird.

Ueber die Veränderung früh-embryonaler Formbildungsfaktoren im Laufe der Evolution vermag die xenoplastische Transplantation wertvolle Auskünfte zu erteilen (Baltzer). Auffallend ist die weitgehende Vertretbarkeit der Induktionsfaktoren (Homodynamie)

bei Anuren und Urodelen und das Auftreten spezifischer Veränderungen der Reaktionsnorm in den kompetenten Blastemen. Diese nachweisbaren Differenzen im Reaktionsvermögen der Blasteme von Anuren und Urodelen könnten als weitgehend genbedingt vermutet werden. Somit stützen auch die xenoplastischen Transplantationsexperimente die Annahme, dass die Produktion stofflicher Induktionswirkungen nicht direkt genbedingt zu sein braucht.

IV. Die Rolle des plasmatischen Bisomengefüges in der Embryonalentwicklung.

Die Befunde am Ei von Tubifex und der Echinodermen lassen vermuten, dass in den tierischen Eiern ganz allgemein eine reiche Population von plasmatischen Biosomen vorhanden ist. Die Frage nach ihrer genetischen Kontinuität ist noch unbeantwortet, ebensowenig ist Nomenklatur und Systematik dieser Partikel geklärt. Auch die Spermien scheinen plasmatische Biosomen zu enthalten.

Es hat sich die Annahme aufgedrängt, dass das Biosomengefüge des Eies, das z. T. jedenfalls der Keimbahn entstammt und definitiv ausreift während der Ovogenese im Follikel, eine generelle Grundlage für die ersten Entwicklungsprozesse abgibt, während die Entwicklungsschritte älterer Stadien, nach Abschluss der Primitiventwicklung, in steigendem Masse genabhängig werden. Auf der einen Seite spielen allgemeine vitalisierende Einflüsse des Kerns in der Frühphase eine Rolle, wobei die Bildung energiereicher organischer Phosphate gefördert werden könnte. Auf der andern Seite dürften in den späteren Phasen spezifische Genprodukte (intrinsic und extrinsic factors nach Hadorn) als Modifikatoren und Wirkstoffe auf die Biosomenpopulationen wirken. Auch für das Verständnis dieser Prozesse könnten die Befunde über die Wirkstoffphysiologie der Mikroorganismen manche aufschlussreiche Analogie liefern. Girouds Versuche, in denen spezifischer Vitaminmangel der Rattenmütter charakteristische Entwicklungsstörungen bei Embryonen, die z. T. die Natur von echten Phaenokopien haben, bieten die ersten Hinweise auf die Rolle spezifischer Wirkstoffdefekte in der Morphogenese höherer Tiere.

Nach all dem können Genwirkungen auf Entwicklungsprozesse bei höheren Tieren kaum anders als sehr indirekt vorgestellt

werden, d.h. sie äussern sich auf dem Umwege über die verschiedenen Organisationsstufen (s. Tabelle):

Genprodukt ⟶ Fermenttätigkeit der Biosomen ⟶ Veränderund der Biosomenpopulation in Struktur und Aktivität ⟶ Veränderung der Zellen, ev. Abgabe diffusibler Stoffe ⟶ Blastematische Prozesse ⟶ sichtbare Gestaltung.

Es darf angenommen werden, dass in einem Blastem (das ein sehr hoch integriertes kernplasmatisches Komplexgefüge ist) zufällige kleine Schwankungen im Bestand der plasmatischen Biosomen wie der Chromosomen bei einzelnen Zellen durch Wirkungen des Gesamtsystems kompensiert werden.

Zum Schluss sei auf eine völlig ungeklärte Frage hingewiesen: es ist bis heute nicht gelungen, festzustellen, wie regionale Plasmaverschiedenheiten, insbesondere stoffliche Wirkungen des Biosomengefüges auf Struktur und Tätigkeit des Zellkerns vorübergehend oder dauernd einwirken. Wohl existieren mancherlei Andeutungen, dass die Kernaktivität vom Plasma aus stark beeinflusst wird, aber klar analysierte Beispiele sind m. W. bis heute noch nicht gegeben worden.

Versuchen wir den Stand unserer heutigen Ansichten von der Bedeutung des Plasmas für das Entwicklungsgeschehen zu umreissen, so können wir sagen, dass „das Plasma" für uns zu einer komplexen Population geformter Gebilde wird. Wir haben zu erwarten, dass jede morphogenetische Aktivität eines Blastems auf besonderen Leistungen der Biosomenpopulation beruht und dass ferner jede Genwirkung zunächst einmal die Partikelpopulation der Zelle beeinflussen wird, bevor sie sich in der Entwicklungsleistung eines Blastems äussert. Wie Genetik und Zytologie den Mikrokosmos des Zellkerns erschlossen haben, so wird uns heute durch das Elektronenmikroskop der Mikrokosmos des Zytoplasmas andeutungsweise in seiner Mannigfaltigkeit und seinem Reichtum an Architekturen erkennbar und damit rückt die eigentlich elementare biologische Grundlage für die Morphogenese in unseren Gesichtskreis.

LITERATURVERZEICHNIS

In erster Linie nimmt dieses Referat Bezug auf die am Symposion gehaltenen Vorträge und die Beiträge der Diskussionsvotanten.

Andres, G. Arch. Klaus-Stiftung, *23*, 562 (1948). — Barth, L. G. & L. Jaeger. J. Cell. comp. Physiol., *16*, 39 (1947). — Erlenmeyer, H. & F. E. Lehmann. Exper., *5*, 472 (1949). — Giroud, A. et J. Boisselot. J. Physiologie, *40*, 189 A. (1948). — Gloor, H. Rev. Suisse zool., *56*, 281 (1949). — Holter, H. Pubbl. Staz. Napoli, *21*, 60 (1949). — Holtfreter, J. J. exp. Zool., *93*, 252 (1943). (Coat.) — Holtfreter, J. Symposia Soc. exp. Biol.: II. Growth. (1948). (Neuralinduktion.) — Kohlschütter, V. Helv. Chim. Acta., *14* (1930). — Lehmann, F. E. *Einführung in die physiologische Embryologie*. Birkhäuser, Basel (1945). — Lehmann, F. E. Arch. Klaus-Stiftung, *23*, 568 (1948). — Lehmann, F. E. & R. Biss. Rev. Suisse Zool., *56*, 264 (1949). — Monné, L. Adv. Enzymol., *8*, 1 (1948). — Moser, F. J. exp. Zool., *80* (1939). — Schopfer, W. H. Mitt. Naturf. Ges. Bern, 1941, 73-103.



GENETIC FACTORS IN MORPHOGENESIS

by

C. H. Waddington [1].

In many of the studies which have combined a genetic with a developmental approach, the aim has been, not so much to investigate the nature of the genetic action of hereditary factors, but rather to employ some gene as a tool to attack problems which are essentially embryological. An alteration in the hereditary constitution may be followed by a divergence from the normal course of development of a kind which it is technically impossible to produce in any other way; and it has often been the secondary consequences of such a divergence, rather than the nature of the primary effect, which has become the main object of investigation. Studies of this kind are too numerous to catalogue fully here; merely for the sake of indicating the kind of work which falls into this category, one may mention the well-known descriptions by Grüneberg (1947) of the extraordinary varied and far-reaching effects which may follow a primary failure of chrondrification in the rat; or there are my own results on the consequences of abnormal foldings in the wing-buds or other imaginal discs of *Drosophila* (Waddington, 1940). The dependance of full differentiation of the metanephric kidney on the presence of the ureter, mentioned by Grüneberg earlier in these meetings, is a new example of a fact which is primarily of embryological importance, although the technique by which it was discovered has happened to involve the use of a genetic mutant race.

In this summary review, however, the problem at issue is rather a different one. It is to consider what we know of the way in which genes take part in the processes of development; we shall be interested in them not as tools, but for their own sake.

[1] Institute of Animal Genetics, Edinburgh.

Perhaps the first point to notice is that we already have direct evidence for the action of genes in all the major types of developmental processes which the experimental embryologist recognises. We may classify embryonic development broadly into processes of growth and cell-multiplication; of histological differentiation; and of the assumption of specific morphological form (individuation): and both histological differentiation and individuation may sometimes, though not always, be shown to involve an interaction between an evocative stimulus and a competent reacting system.

The implication of genes in processes of growth and cellular multiplication is obvious from many examples, both of the genetic control of the total body-size as well as in connection with particular organs, such as the *miniature* or *dusky* wings in *Drosophila*, or the wings of *broad*, *lanceolate*, etc., in which not only the general rate, but also the preferential directions of cell-multiplication are affected by the mutant allelomorph. In *Drosophila* bristles or eye-facets, in which normal development involves a specific and fixed number of cell-divisions, many genes are known to produce abnormalities in the divisions, either in the direction of excess or defect. Cf. WADDINGTON (1940), LEES & WADDINGTON (1942), WADDINGTON & PILKINGTON (1943), PILKINGTON (1942).

There is no possibility of questioning the fact that genes affect histological differentiation, and also individuation; the only question of interest is whether, in those cases in which we can recognise the existence of an inductive process, the genes act always through one or other of the two reacting systems, or whether they can act through either. Their influence on the competent system is the most obvious. From the side of experimental embryology, we have the well-known observations of SPEMANN and others, that the nature of an induced organ in a heteroplastic combination usually depends mainly on its own specific character, and little on that of the inducer; and although cytoplasmic factors are not formally ruled out in this case, there can be little doubt that much, at least, of the specific character in question is gene-determined. From the genetic side, we know many cases of mosaics in which pieces of tissue differentiate exactly in accordance with their own genetic constitution even when that is different from that of their surroundings; and although in some cases a cell whose own genetic

constitution prevents it from producing a certain substance may receive a supply of it by diffusion from its surroundings, this does not alter the fact that the action of the abnormal gene is through the competent and not through the inductive system.

However, there are other instances in which it seems certain that it is through the inductive system that the gene is active. We know that in xenoplastic combinations in Amphibia, the size of the induced neural plate is determined by the size of the inducing archenteron (HOLTFRETER, 1935); and BALTZER has just described to us other cases in which the competent tissue of one species was fitted in, more or less, to a pattern imposed by an inducer of a different species. Again, I think it is safe to suppose that we are here dealing largely, if not entirely, with genetically determined specific differences. They are here affecting an inducer in its more subtle properties, those involved in the transmission to the competent tissues of the slight regional differences which cause the formation of a definite morphological pattern. This is what I have spoken of as the " individuating " function of the inducer. It is more difficult to quote convincing evidence that genes are also involved in the simpler evocatory stimuli by which inducing materials cause the competent reacting system to begin some definite type of histological differentiation. There are certainly some cases in which a mutant gene brings about a failure of evocation by disturbing the normal contact between evocator and reactor; examples can be found in some of the genetically determined disturbances of eye development involving the non-appearance of the lens; but these cannot be considered as effects on the evocation process itself. Again, most of the cases in which a mutant gene causes the appearance of an unusual tissue in a given location are still incompletely analysed. For instance, in the homeotic mutants of *Drosophila*, there is evidence (WADDINGTON, 1943) that the folding of the presumptive tissue within the imaginal bud is of importance in some cases (e. g. *aristopedia*, *ophtalmopedia*) but it is not clear whether this disturbs an evocator or a competence; and in other cases such as *bithorax* the situation is still more uncertain. Probably the best example which can be given of the influence of genes on an evocator is the weakening of inducing power in the organisation centre of hybrid frogs, described by MOORE.

There are several reasons why it should not be unexpected that evidence for the action of genes on evocators is difficult to obtain. In the first place, there is no doubt that the evocator is a much simpler system than the competent reacting tissue; the former is probably, in normal development, a single chemical substance, while the latter involves all the many substances which constitute the differentiated cell. Moreover, we know that in experimental situations many abnormal substances can act as evocators, so that it is probable that within the embryo an adequate stimulus can still be exerted even by tissues which are to some degree abnormal. Finally, the best analysed examples of evocator reactions occur during early development, and, as will be discussed more fully later, we must admit that the egg cytoplasm possesses a considerable " epigenetic momentum " which enables it to carry on with normal development with comparatively little assistance from the zygote nucleus.

We see, therefore, from the kind of evidence referred to in the last few paragraphs, that genes affect every aspect of the epigenetic processes; and we must find some other line of approach. Geneticists have tended to concentrate on the problem of how each individual gene produces its effects. The ultimate aim of such studies would be to understand the nature of the primary reaction by which the gene affects the other cell constituents in its immediate neighbourhood. So far, there is little conclusive evidence that any of the gene-controlled processes which have been investigated are immediately related to the genes in this way, although that possibility may be more or less plausible in some cases (for instance, in connection with the genes controlling immunological specificity). The bulk of the results we have, however, does little more than show that individual genes control the formation of individual substances. This usually seems to involve the influence of the gene concerned on the enzyme constituents of the cell. The fact that in the absence of a certain gene a particular enzyme fails to appear was first demonstrated many years ago by Onslow in certain metabolic disorders of men and dogs. As is well known, Beadle and others (cf. Beadle, 1945) in America have recently elaborated a beautiful technique for the discovery and study of such phenomena in the mould *Neurospora*, and have described a large number of cases of the genetic control of enzyme formation. In fact, since

almost all chemical processes within the living cell involve enzymes at some stage or other, (and in view of the indefiniteness of the concept of enzyme, at least in its everyday usage) there is probably no great danger in supposing that all gene action takes place by effects of the genes on the cellular enzymes—there is, perhaps, also not much gained by such a formulation.

In this connection, it must be remembered that there are probably always many allelic forms of a given gene, and it is therefore inadequate to suppose that we have to deal merely with one allele which is able to cause the formation of an enzyme and another which is unable to do so. There are grades of effectiveness of the enzyme. These may often be due to quantitative differences in the amount of enzyme produced. But there are other cases in which this seems unlikely. For instance, the various alleles of aristopedia affect both the antennae and the legs of *Drosophila.* These effects are influenced by temperature. By rearing flies with different alleles at various temperatures, I and my collaborator Miss FREEDMAN found that some of the allelic effects could be converted into one another by suitable treatment, and the alleles therefore regarded as only quantitatively different, but that other alleles produced quite a different pattern of alteration and could only be considered as qualitatively different. STERN (1943) has also described series of multiple alleles which seem to involve two different and independent variables.

These studies on the effects of single genes do not as yet carry us very far towards a comprehension either of the immediate reactions of the gene with its surroundings, or of the major problems of morphogenesis with which this conference is primarily concerned. It is obvious that the processes which are elementary, as far as the morphogeneticist is concerned, such as cellular determination or differentiation, would seem highly complex to the biochemist. They must be controlled by a system of genes. As things stand at present the main task of those who are interested in the relations between genetics and embryology is, in my opinion, the study of *systems* of genes and of the inter-gene relationships on which such systems are built up.

The complexity of the genetic systems concerned with development is not merely a theoretical necessity, but there is also a great deal of direct evidence for it. Some of the most striking were

described several years ago by DEMEREC (1934), who showed that, if a cell is made homozygous for a one-gene deficiency (i. e. contains no representative of a particular gene, though with all the rest of the genotype present) that cell usually dies. He found only a few deficiencies, for genes which have a noticeable visible effect, which were not cell-lethal in this way, but there were rather more non-cell-lethals among genes which were otherwise known only as recessive lethals. This shows that many genes, which at first sight would be thought to play no role in cells of a given histological type, not only are in fact operative there, but fulfil some essential function which cannot be taken over by any other part of the genetic system. The number of genes operative in a cell or tissue must therefore be much greater than one might have thought. Of course, the mere observation of the crude visible effects of genes had already, in a well studied form such as *Drosophila*, allowed us to identify in some cases a score of more genes affecting a particular type of cell, or even a particular cell constituent such as chlorophyll in maize.

We have so far, I think, only one major generalisation which can be advanced with some confidence about the organisation of such groups of genes into systems. That is the principle which I have spoken of (1940) as the canalisation of development. The group of genes affecting a particular organ or tissue must be organised as a system which has a certain regulative stability, which enables it to produce a more or less normal result even when subjected to considerable deviations from normal in gene make-up or environmental conditions. Instances of this are seen in the prevalence of the phenomenon of dominance, and in the lesser variability of the wild-type when compared with a mutant. But the main evidence for it is derived from the fact enshrined in the term " differentiation "; namely that during development the tissues become different not only from their original state but from each other. Normal development, controlled by the groups of genes which have been built up under the influence of natural selection, leads to the formation of a restricted number of definitive entities, and not to an indefinite number of intergrades.

Mechanisms by which such a canalisation could be brought about are not difficult to imagine, in terms of threshold phenomena, competition for substrates, autocatalysis, mutual influences of

stimulation or inhibition between processes and so on (Waddington, 1948).

Alternating with periods during which development proceeds along definite and canalised paths, there must be periods during which the tissues are determined to enter one or other of the possible paths open to them. These are the periods which I have called " epigenetic crises ". They are well known from conventional experimental embryological studies—for instance the period of gastrulation in vertebrates is one of them,—and also from investigations on mutant types, which have revealed, for instance, the critical nature of the period of folding of the imaginal buds of *Drosophila* in the late larvae. The induction of phenocopies has also yielded evidence for the existence of sensitive periods. Rather surprisingly, these usually coincide with the time at which the first morphological abnormality of the mutant type can be seen (cf Henke, 1947). It seems unsafe to deduce that this is the time at which the gene in question first becomes active in development, but we may certainly conclude that the sensitive period is an epigenetic crisis at which the developmental system is particularly unstable and liable to be altered by unusual conditions.

Development, of course, involves a localisation of the activity of genes in space as well as in time. The spatial localisation may not be so restricted as one would think at first sight. The action of a gene such as *vestigial*, for instance, seems to be confined to the wings, but in *Drosophilas* homozygous for certain other genes as well as *vestigial* (for instance *dachsous*), I have found that *vestigial* has a clear effect on the thorax as well; it probably affects the whole mesothoracic bud, but normally does not come to expression in the thoracic part owing to a threshold phenomenon. Moreover, the localisation is not primarily to one part of the body, but is related to a certain type of developmental process; if a leg-like organ is developing in the antennal region (owing to the action of the gene *aristopedia*) then genes which affect the normal legs will affect the antennal leg also (Waddington, 1940).

The localisation of gene action is usually attributed to an interaction between the genes and the particular type of cytoplasm in which they come to lie. The reality of such cytoplasmic differences has, of course, been well known to embryologists for half a century or more, and we have just heard a discussion of our present knowledge

of them by LEHMANN. There seems to me little doubt that the explanation of differentiation by gene-cytoplasm interaction is the correct one. But it must be admitted that up to the present we have little or no direct evidence of alterations in individual genes, or even in sections of chromosome, related to cytoplasmic or histological differences. KOSSWIG & SHENGUN (1947) has compared the banding of polytene chromosomes in the Malpighian tubules with that in the salivery glands of *Chironomus*, and we have also studied similar material in my laboratory, but although there seem to be differences, the Malpighian chromosomes are not quite well enough developed for them to be specified very precisely.

In recent years, several geneticists have attempted to explain development in terms of self-reproducing cytoplasmic entities, to which a variety of names (plasmagenes, cytogenes, etc.) have been given; DARLINGTON and MATHER (1949) have, perhaps, pushed such speculations to their greatest lengths. The evidence for the general existence of such bodies is, however, not very satisfactory. There is no doubt that self-reproducing entities exist in the plastids of plants, and there is good evidence for invisible particles of this nature, not attached to plastids, in a few other plants (e. g. in *Epilobium*, and in some male-sterile and variegated types). But the main investigations which stimulated the fashion for them in recent discussions, and seemed to justify one in supposing that they might be a general phenomenon in animals as well as plants, were those of Spiegelman and Lindegren on yeasts and Sonneborn on *Paramecium*. Unfortunately, it has turned out that the yeast evidence is more obscure than was originally thought (cf. WINGE, 1949), so that it must still be considered as, at best, *sub indice*, while the famous " killer substance " of *Paramecium* seems almost certainly an extraneous infective agent, perhaps allied to a *Rickettsia* (SONNEBORN, 1948). The hypothesis that differentiation depends on the activity of gene-like particles in the cytoplasm is thus deprived of much of the basis, from an analogy with which it derived its attractiveness. Its future usefulness seems to depend, then, on a more exact discussion of what one means by " gene-like " or " self-reproducing "; and the facts which will have to be borne in mind will be, once again, primarily those discovered by embryological investigations rather than by the recent genetical studies.

I do not wish to consider in detail the cytoplasmic factors which influence development, which have been discussed by Lehmann. But there is one point which needs emphasis in connection with the relative importance of genes and cytoplasm. That is what may be called the epigenetic momentum of the egg. The evidence, from experiments on hybridisation, bastard merogony and so on, seems to show that in the early stages, up to say the formation of the neurula, the nucleus plays a rather small and relatively unspecific role. Nuclear or genetic abnormalities seem usually to produce, during this period, only rather unspecific developmental effects, such as the general inhibition seen in Moore's frog hybrids, or the more or less localised necrosis described by Baltzer in Urodele merogons. There seem to be no cases of cells remaining alive but differentiating in some abnormal way. Moreover, we have some more direct evidence that it is the cytoplasm which plays the leading role in many of the most important events of this time. In echinoderms, for instance, there is even some cleavage in non-nucleated egg fragments, as Harvey (1936) has shown; and both Brachet and more recently myself (Waddington & Goodhart, 1949) have demonstrated the primary importance of cytoplasmic granules in the phenomenon of embryonic induction. We must, I think, conclude that the ovum, which has after all perhaps the most elaborate cytoplasmic organisation of any metazoon cell that we know, can carry out the early stages of development to a large extent with its own resources, requiring only little and rather unspecific assistance from the nucleus. These early stages are, therefore, not very appropriate to give us a true picture of the relations between the genes and cytoplasm in the differentiation process as a whole.

It is rather tempting to suggest a relation between the comparatively unspecific nuclear effects on early development and the heterochromatin, which we have reason to believe is the least specific part of the chromosome apparatus. Possibly the heterochromatic genes are concerned with the formation of the basic enzymes (respiratory, phosphorylating, etc.) which condition cell life, as opposed to particular types of cellular differentiation. But this remains a pure speculation.

Reverting to the main topic of the relations between gene und cytoplasm in development in general, the most important task

at the present time is to study the nature of the process by which different genes become active in different cytoplasms. We might contemplate some sort of all-or-none process, by which certain genes were definitely inactivated in certain surroundings and definitely activated in others. Perhaps more probable is a relative activation. It is easy to imagine how competition between genes for substrates which are required to varying extent could lead to situations in which a particular complex of substrates facilitated the activity of some definite constellation of genes. I have discussed this hypothesis in more detail elsewhere (Waddington, 1948) and have argued that under such conditions one would expect to find the type of canalisation which development actually exhibits; and Delbrück (1949) has provided some further discussion of the latter point.

To sum up this rapid survey of the enormous field of " epigenetics ", I should like to suggest that there are three main problems facing us to-day. One is to try to decide between the alternative hypotheses of gene-cytoplasm interaction just mentioned — localised inactivation or mutual competition of genes. A second is to find definite evidence, on the gene or part-chromosome scale, of interaction between genes and cytoplasm. And the third is to reach some conclusion as to the existence and importance of effectively self-reproducing cytoplasmic particles in differentiating cells.

LITERATUR

Beadle, G. W. 1945. Biochemical Genetics. Chem. Revs., *37*, 15. — Darlington, C. D. & Mather, K. 1949. *The Elements of Genetics.* London. — Delbrück, M. 1949. *Unités biologiques données de continuité génétique.* Paris, p. 33. — Demerec, M. 1934. *The gene and its role in ontogeny.* Symp. on Quantitative Biology, *2.* — Grüneberg, H. 1947. *Animal Genetics and Medicine*, London. — Harvey, E. B. 1936. *Parthenogenetic Merogony or Cleavage without Nuclei in Arbacia Punctulata.* Biol. Bull. *71*, 101. — Henke, K. 1947. *Einfache Grundvorgänge in der tierischen Entwicklung.* Naturwiss., *34*, 149 and 180. — Holtfreter, J. 1935. *Morphologische Beeinflussung von Urodelenektoderm bei xenoplastischer Transplantation.* Roux'. Archiv. *133*, 367. — Kosswig, C. and Shengun, A. 1947. *Intraindividual Variability of Chromosome IV in*

Chironomus. J. Hered., *38*, 235. — LEES, A. D. & WADDINGTON, C. H. 1942. *Development of the Normal and some Mutant Types of Bristles in Drosophila*, Proc. Roy. Soc., B., *131*, 87. — MICHAELIS, P. 1937. *Untersuchungen zum Problem der Plasmavererbung Protoplasma. 27*, 284. — PILKINGTON, R. W. 1942. *The Structure of Normal and Mutant Eyes in Drosophila.* Proc. Zool. Soc. Lond., A.. *111*, 199. — SONNEBORN, T. M. 1947. *Recent Advances in the Genetics of Paramecium.* Adv. in Genet., *1.* — SONNEBORN, T. M. 1948. *Symposium on Plasmagenes.* Am. Nat., *82*, 26. — SPIEGELMAN, S. 1946. *Nuclear and Cytoplasmic Factors controlling Enzymatic Constitution.* Cold Spring Harbor Symp. Quart. Biol., vol. *11.* — STERN, C. & SCHAEFFER, E. W. 1943. *On the Primary Attributes of Alleles.* Proc. Nat. Acad. Sci., *29*, 351. — WADDINGTON, C. H. 1940. *The Genetic Control of Wing Development in Drosophila.* J. Genet., *41*, 75. — WADDINGTON, C. H. 1943. *The Development of some Leg Genes in Drosophila.* J. Genet., *45*, 29. — WADDINGTON, C. H. 1940. *Organisers and Genetics.* Cambridge Univ. Press. — WADDINGTON, C. H. & GOODHART, C. B. 1949. *Location of Adsorbed Carcinogens within the Amphibian Cell.* Q. J. Micros. Soc., *90*, 209. — WADDINGTON, C. H. & PILKINGTON, R. W. 1943. *The Structure and Development of Four Mutant Eyes in Drosophila.* J. Genet., *45*, 44. — WADDINGTON, C. H. 1948. *The Genetic Control of Development.* Sym. Soc. Exp. Biol., *11*, 145. — WINGE, Ö. 1949. *Inheritance of Enzymatic Characters in Yeasts.* Proc. 8th Int. Cognr. Genet., p. 520.

DISCUSSION

DALCQ, président:

1. Œuf indivis, vierge ou fécondé. Je crois devoir souligner encore la symétrisation précoce de l'œuf vierge. Chez les Mammifères que j'ai étudiés, où elle est si nette, la future zone « dorsale » semble fréquemment tournée vers la profondeur de l'ovaire. Une relation épigénétique n'est pas exclue.

Il est bon de rappeler aussi le fait, sporadique mais indéniable, de la régulation du nombre des chromosomes dans les œufs incités à la parthénogénèse, alors que le même phénomène ne se produit pas dans l'androgénèse par mérogonie.

Le Dr LEHMANN a insisté sur le « Kernbereich » et a soulevé à ce propos la question de l'apport réel du « spermatozoïde ». Le cytoplasme de celui-ci est-il réellement négligeable ? Il y a au moins un cas, celui de l'Ascaris, où des recherches récentes ont mis en évidence l'importance de cet apport.

2. Segmentation. Les problèmes discutés m'ont rappelé, toujours au point de vue du « Kernbereich », les interactions entre les chromosomes anaphasiques et les centrosphères, cet « effet dynamique » des chromosomes que j'ai démontré précédemment (DALCQ et SIMON) et dont on peut rapprocher certains résultats récents de SWANN sur l'anaphase des fibroblastes en culture.

3. Gastrulation et évocation. Je voudrais, plus que le Dr Lehmann, souligner la fécondité, à ce point de vue des investigations orientées vers les acides nucléiques.

Je voudrais d'autre part appuyer ses remarques quant à la durée que prennent les phénomènes d'évocation. De nouveau, le cas des Placentaires attire notre attention par le fait qu'en dépit de l'homéothermie la plaque neurale ne se forme pas plus vite que chez un Amphibien.

J'ai le regret de ne pouvoir marquer mon accord avec la manière dont le Dr LEHMANN envisage les gradients dans la voûte archentérique. Le distingué rapporteur a cherché à intégrer le principe des deux substances par le Dr TOIVONEN. Il admet un gradient de « substance » évocatrice de l'acrencéphale, décroissant d'avant en arrière, et un autre, de substance évocatrice, des structures rhombencéphalique et médullaire, décroissant en sens contraire, avec une zone de chevauchement vers l'extrémité antérieure de la chorda. A mon avis, cela est en contradiction avec la plupart des données descriptives et expérimentales concernant la blastula, la gastrula et les stades intermédiaires. L'erreur provient d'une considération trop statique de l'évocation, de ce que l'on perd de vue la maturation progressive des matériaux à potentiel bas. Je crois pouvoir admettre deux gradients dans la voûte archentérique constituée, mais tous deux raccordés par une zone maximale à l'apex de la chorda, l'un décroissant assez rapidement vers l'avant, l'autre plus lentement vers l'arrière.

WEISS zu LEHMANN und WADDINGTON:

Emphasis has shifted from a static and mechanical view of organization to a dynamic one, best expressed by the thesis that the chemical order in the cell is determined by an order of conditions (physical and chemical) favorable for the aggregation and activity of selected chemical systems in specific locations, or by what I have called " molecular ecology " (behavior of molecules as well as organized supermolecular compounds such as particulates). The question of the indefinite perpetuation of differentiated cytoplasm need not be answered by " self-reproducing " plasma- genes. It is equally possible that the nuclear space is the sole production site of cytoplasmic compounds but that the existing compounds of the cytoplasm impress their stage on the more general primordial genic products, as I have suggested in recent reviews, particularly the Princeton Bicentennial Conference on Physiology and Chemistry of growth (Princeton Univ. Press, 1949).

BRACHET ZU LEHMANN:

J'ai été fort intéressé par la remarque que vous avez faite sur la présence possible dans le cytoplasme du spermatozoïde de particules douées de continuité génétique. Une telle situation permettrait en effet peut-être de comprendre pourquoi les croisements réciproques entre espèces différentes peuvent donner des résultats extrêmement variables: on peut en effet imaginer que les particules contenues dans le cytoplasme du spermatozoïde étranger pourraient, selon les cas, se multiplier dans l'œuf fécondé plus ou moins rapidement; si cette vitesse de multiplication était considérable, il se produirait une compétition entre des particules étrangères et celles de l'œuf, conduisant à la létalité. Si la multiplication des particules étrangères est lente, le développement serait normal.

D'autre part, il convient d'insister sur le fait que s'il existe des particules capables d'autoduplication dans l'œuf, elles s'identifient sans doute aux granules ribonucléoprotéiques. On sait en effet que la présence d'acide nucléique est nécessaire à la multiplication des chromosomes et des virus. Il est à noter qu'au début du développement embryonnaire (segmentation), la majeure partie de l'acide ribonucléique se trouve présent dans les fuseaux et asters; il existe donc un mécanisme qui, sans avoir la précision de la division chromosomiale, assure une répartition définie de l'acide ribonucléique (et probablement des granules qui la supportent) dans les cellules filles.

RAVEN:

With respect to the stages of development distinguished by Mr. DALCQ I might recall the observations of BRETSCHNEIDER on the metabolic activity of the nucleolus in the growing oocytes of *Limnaea*. No doubt this activity has a great importance for the constitution of the full-grown oocyte.

Furthermore, I might stress the importance of the localization of preformed substances, which brings about the first chemodifferentiation of the egg. In many cases, these localization processes begin already at the uncleaved stage, e. g. with the formation of polar plasma in the *Spiralia*. The driving forces of these shifts of substance seem to be situated especially in the egg cortex. One gets the impression that the cortex is the site of factors forming a system of coordinates for the movements of egg substances and determining, in this way, the polarity and bilaterality of egg and embryo.

Finally, I might once more underline the significance of the 24-cell stage in *Limnaea*, which seems to represent a critical phase. The progress of cleavage stops abruptly, a rest phase of 6-7 hours occurs, during which, on one hand, exchanges of substances between the cells take place, and, on the other, the pattern of head organs is irrevocably laid down. If both phenomena are mutually related, which seems very probable,

these processes form the clearest example of a parallel to the induction process in Amphibia which we know up till now in *Spiralia.*

HENKE:

Neben der Frage nach den stofflichen Trägern und der chemisch-physikalischen Natur der Entwicklungsprozesse ist hier in Referaten und Diskussionen immer wieder das Grundproblem der *Entstehung und Fortbildung räumlicher Ordnungen* in der Entwicklung aufgetaucht. Es ist hauptsächlich an Hand der frühen Embryonalentwicklung erörtert worden, gilt aber auch für spät sich entwickelnde Bildungsgewebe wie die von BRØNDSTED angeführten Regenerationsblasteme der Planarien oder die Imaginalanlagen der Insekten, deren Bedeutung für die Analyse der Genphysiologie WADDINGTON bereits dargelegt hat.

Besonders sinnfällige Parallelen bieten die *Farbmuster* auf dem Schmetterlingsflügel oder der Vogelfeder. Hier hat nun zunächst die vergleichend-morphologische Untersuchung zu dem Schluss geführt, dass bei der Farbmusterbildung *Ketten von aneinander anschliessenden Gliederungsprozessen* ablaufen können, ähnlich wie bei den aus der Organentwicklung bekannten Induktionsketten. Weiterhin ergeben sich für das erste Glied einer solchen Kette, die *primäre Musterbildung* in einem noch völlig ungegliederten Blastem, bestimmte Vorstellungen, bei deren Ausarbeitung und experimenteller Analyse die physikalische Chemie der Kolloide mit der Entwicklungsphysiologie zusammenarbeiten müsste. Dabei würden vermutlich sowohl rhythmische wie solitäre Muster (mit nur einem gesetzmässig lokalisierten ausgezeichneten Punkt in einem bestimmen Blastem) dem Verständnis näher gebracht werden.

Experimentell eingehender untersucht ist bei den Schmetterlingen bereits eine *zweite Stufe* der Farbmusterbildung, bei der die durch die primäre Musterbildung geschaffenen ausgezeichneten Bereiche nicht unmittelbar als Zeichnungselemente ausdifferenziert werden, sondern als Zentren für weitere Gliederungsprozesse wirken, die zur Ausbildung einer Folge von konzentrischen Zonen verschiedener Differenzierung führen. Hier scheinen diffundierende Determinationsstoffe auf Bildungszellen mit mehrfachen, oft mehr oder weniger scharf umschlagenden Reaktionsmöglichkeiten zu wirken. Schliesslich zeigen wiederum vergleichende Untersuchungen, dass vor der Ausdifferenzierung eines solchen Musters auch noch ein *dritter Gliederungsschritt* eingeschaltet sein kann, bei dem die mit dem zweiten geschaffenen Zonen nun ihrerseits noch einmal als Musterbildungszentren wirken. Die Mechanismen, die hier am Werk sind, dürften ihrer physikalisch-chemischen Natur nach dieselben sein wie die der zweiten Stufe.

In der Entwicklung der *Flügelform* bei den Insekten zeichnet sich als eine besondere Gruppe von Ordnungen neben der regionalen Gliederung eine *Richtungsstruktur* der Blasteme ab. Sie mag mit der Ordnung der Fadenmoleküle im Zellplasma zusammenhängen. Die genaue Unter-

suchung der verschiedenen, nacheinander jeweils in bestimmten sensiblen Perioden auslösbaren Temperaturmodifikationen der Flügelform bei *Drosophila* lässt schliessen, dass die axiale Struktur der Flügelanlage sich im Laufe der Puppenzeit mehrfach verändert. Ausser einer zuerst von WADDINGTON in ihrer Bedeutung für die Formbildung des Flügels erkannten Kontraktion der Flügelanlage wird offenbar die Zellvergrösserung in der späteren Puppe und vielleicht auch die Orientierung der Zellteilungen in verschiedenen Mitosenperioden durch diesen Faktor beeinflusst.

Die Temperaturmodifikationen von *Drosophila* sind auch im Hinblick auf die Frage der *Genwirkungen* von Bedeutung, da sie vielfach als *Phänokopien* erscheinen, die in ihrem Habitus bestimmten Mutanten mehr oder weniger ähnlich sind. Die nähere Untersuchung hat gezeigt, dass es sich dabei in gewissen Fällen offenbar um echte Phänokopien handelt, welche den Mutanten auch in ihrem Entwicklungsgang gleichen. Andere Modifikationen erwiesen sich als falsche Phänokopien der zum Vergleich herangezogenen Mutanten, da bei ihnen ein ähnliches Entwicklungsresultat auf anderem Wege wie bei der Mutante zustande kommt. Schliesslich ist auch mit partiellen echten Phänokopien zu rechnen, bei denen unter der Einwirkung eines bestimmten Reizes die Abweichung einer bestimmten mutanten Entwicklung von der normalen nur teilweise nachgebildet wird. Die nähere Analyse solcher Fälle verspricht ebenso wie die von HADORN ausgeführten Transplantationsexperimente zwischen Mendelrassen interessante Aufschlüsse zum Problem der Pleiotropie.

WADDINGTON:

I thoroughly agree with those who have emphasized the importance of studies on the particulate inclusions in the cytoplasm, both the " biosomes " of LEHMANN and the ribonucleotide granules of BRACHET. At the same time, I agree with WEISS that it is dangerous to adopt at this stage any rigid idea as to the role which such particles play, or to allow ourselves to be too much influenced by the implications of such a term as " plasmagenes ". On the one hand, we have to remember that the cytoplasm not only exhibits the continuity of characters from one cell-generation to the next which we see in differentiated tissues, but also is the part of the cell in which the most obvious changes occur during the process of differentiation. The present swing of interest, from an emphasis on cytoplasmic lability to one on cytoplasmic stability, must not be allowed to go too far. Again, the concept of " self-reproduction " covers a large range of different possibilities. What we see in development is the self-reproduction of a *system*, which contains nucleus, biosomes and so on. It may be incorrect to attribute the capacity for self-reproduction exclusively to any one isolated element in such a complex. Moreover, we probably have to consider rates of self-re-

production; a particle which multiplies less rapidly than the rest of the cell will play quite a different part to one which multiplies faster.

Lehmann zu Waddington:

Die submikroskopischen Partikel spielen bei zentrifugierten Tubifexkeimen eine grosse Rolle. Solche geformten Bestandteile, die vermutlich verschiedene gekoppelte Fermentsysteme enthalten, müssen ebenso vom biochemischen Gesichtspunkt aus postuliert werden (komplexe Synthesen mit Energiebedarf), wie vom entwicklungsphysiologischen. Die Zentrifugierung schichtet die Partikel ohne wesentliche Störung der vitalen wie der besonderen entwicklungsphysiologischen Funktionen. Bei der Zentrifugierung werden sie offensichtlich nicht in ihre elementaren molekularen Bausteine zerrissen und bleiben funktionsfähig, trotz starker räumlicher Verlagerung.

Es liegt mir völlig fern, eine allzu starre Organisation des Zytoplasmas zu postulieren, etwa gar ein „Zytoskelett". Wir haben vermutlich mit dynamischen „Populationen" von Partikeln zu rechnen, die sich dauernd in labilen Gleichgewichtszuständen befinden. Diese Populationen zeigen auf alle Fälle zwei wesentliche Fähigkeiten, Konstanz in der Weitergabe bestimmter Eigenschaften und oft ein sehr weitgehendes Reaktionsvermögen gegenüber Umwelteinflüssen. Ein genaueres Bild wird erst in geraumer Zeit möglich sein, wenn weitere Studien über die submikroskopische Struktur verschiedener Zelltypen vorliegen.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Tome 57, Fascicule supplémentaire nº 2. — Septembre 1950.

Ein Beitrag zur Analyse der Thyroxinwirkung im Kaulquappenversuch und zur Frage nach dem Zustandekommen der Frühbereitschaft des Metamorphose-Reaktionssystems

von

Hermann MOSER

Basel

Mit 47 Textabbildungen und 4 Tabellen.

INHALTSVERZEICHNIS

EINLEITUNG

Den Ausgangspunkt zur Kausalanalyse der Amphibienmetamorphose bildeten zweifellos die Schilddrüsen-Fütterungsversuche an Kaulquappen, deren Ergebnisse von J. F. Gudernatsch in den Jahren 1912—1914 veröffentlicht worden sind. Die bereits im Jahre 1905 von Nerking (zit. nach Roth, 1945) durchgeführten Schilddrüsenversuche haben wenig Beachtung gefunden und sind der Vergessenheit anheimgefallen. Verschiedene Autoren (Allen, 1916; Hoskins E. R. und M. M., 1917, 1919; Schulze, 1922; Romeis, 1923) vermochten in der Folge den eindeutigen Beweis dafür zu erbringen, dass die Anurenmetamorphose unter der Kontrolle des Schilddrüsenhormons steht. Allen (1918) konnte zeigen, dass thyroidektomierte Kaulquappen dauernd neoten bleiben und zu Riesenlarven auswachsen, während umgekehrt thyreoprive Kaulquappen durch Verfütterung von Schilddrüsensubstanz zur Metamorphose veranlasst werden. Diese grundlegenden experimentellen Befunde wurden durch zahlreiche morphologische und biometrische

Studien über das Verhalten der Schilddrüse vor, während und nach der normalen Amphibienmetamorphose (ADLER, 1916; ALLEN, 1919; MAYEROWNA, 1922; UHLENHUTH, 1927; ETKIN, 1930/1936; GRANT, 1931/1932; MORITA, 1932; ALESCHIN, 1935/36; MEISENHEIMER, 1936; GASCHE, 1939) erhärtet und ergänzt. Als es im Jahre 1927 HARINGTON und BARGER gelang, das von KENDALL (1915) aus der Schilddrüse isolierte Thyroxin synthetisch herzustellen und seine chemische Struktur einwandfrei aufzuklären, waren die Grundlagen zu einer verfeinerten Analyse der experimentellen Amphibienmetamorphose geschaffen.

Die ersten Untersuchungen über die metamorphosebestimmenden Faktoren galten zwangsläufig der Erforschung des Metamorphose-Aktionssystems (Schilddrüse, Hypophyse, etc.). Die erfolgreiche Metamorphose-Induktion bei verschiedenen spontan metamorphosierenden und fakultativ-neotenen Amphibienarten durch Schilddrüsentransplantation und -Fütterung führte zur Einsicht, dass dem Schilddrüsenhormon der Charakter eines artunspezifischen Auslösers der Anuren- und Urodelenmetamorphose zukommt. Als es indessen trotz mehrfacher Versuche stets misslang, den obligat neotenen Perennibranchiaten Necturus, dessen eigene Schilddrüse sich als funktionstüchtig erwies (SWINGLE, 1922), durch Schilddrüsenbehandlung zur Umwandlung zu zwingen (HUXLEY und HOGBEN, 1922), erkannte man in zunehmendem Masse die ausschlaggebende Bedeutung, die dem Reaktionssystem für das Zustandekommen der Amphibienmetamorphose zuzumessen ist. Dabei verstehen wir unter dem Metamorphose-Reaktionssystem der Amphibienlarve den Mosaik jener Körperterritorien, die im Zustande ihrer Reaktionsbereitschaft mit Abbau (Körperpartien mit larvaler Potenz), mit Entwicklungsbeschleunigung (Körperpartien mit adulter Bestimmung) oder mit Umgestaltung und Weiterentwicklung (Körperteile mit larvo-adulter Bestimmung) auf das Schilddrüsenhormon anzusprechen vermögen.

Entsprechend dem Verhalten des Metamorphose-Aktionssystems durchläuft auch das Metamorphose-Reaktionssystem eine ausgedehnte Phase der Entwicklung, bevor es durch das Schilddrüsenhormon zur Aktivität aufgerufen wird. Durch diesen Reifungsprozess erlangen die zur Thyroxinempfindlichkeit determinierten Körperterritorien nicht nur ihre Reaktionsbereitschaft gegenüber dem Schilddrüsenreiz, sondern auch jenen Grad des Reaktionsver-

mögens, der für die Ausführung einer normalen, harmonischen Metamorphoseleistung ebenso ausschlaggebend ist wie die geordnete Tätigkeit der hormonalen Faktoren.

Obschon die Bedeutung, die diesem Reifungsprozess des reagierenden Substrates für das Zustandekommen eines lebensfähigen Jungfrosches zukommt, eine augenfällige ist, bildete er bisher noch nicht Gegenstand einer eingehenden Untersuchung. Das Augenmerk richtete sich vielmehr auf das Verhalten der Schilddrüse und der Hypophyse vor und während der Metamorphose. Von verschiedenen Autoren (Kollmann, 1919; Romeis, 1923; Kosmin und Resnitschenko, 1927; Krichel, 1931; Allen, 1932; Geigy, 1941 *a*) wurde bisher lediglich in präliminarischer Weise der Einfluss, den das Ausgangsalter auf die Reaktionsleistungen schilddrüsenbehandelter Anurenlarven ausübt, untersucht. Roth (1945) ist meines Wissens nach bisher der einzige Autor, der sich mit diesem Problem eingehender befasst hat. Seine Versuchsergebnisse scheinen aber insofern mit einer gewissen Unzulänglichkeit behaftet zu sein, als der erwähnte Autor weder eine hinreichende Konstanz der Versuchsbedingungen (Durchführung der Thyroxinversuche bei Zimmertemperatur während ausgedehnteren Versuchsperioden statt bei konstanter Thermostatentemperatur) eingehalten, noch den Einfluss der autochthonen Schilddrüsenaktivität auszuschalten resp. in hinreichendem Masse zu hemmen versucht hat. Ebenso wenig abgeklärt wie die Verhaltensänderungen, die das auf den Thyroxinreiz ansprechende Material mit steigendem Alter erfährt, ist die Frage nach dem Entwicklungsstadium, in dem sich die Thyroxinempfindlichkeit in der Anurenlarve etabliert (Geigy, 1941 *b*). Wohl zeigen die Experimente von Romeis (1923), dass sich nach frühzeitig einsetzender Schilddrüsenbehandlung bereits vom Jungkaulquappen-Stadium an äusserlich erkennbare Metamorphosesymptome abzuzeichnen beginnen. Wann sich hingegen aber die Reaktionsfähigkeit auf den Schilddrüsenreiz in den verschiedenen Anlagebezirken der Larve etabliert, lässt sich aus den Romeisschen Versuchen nicht ableiten.

Es rechtfertigt sich somit, die Verhaltensänderungen, die das Metamorphose-Reaktionssystem während der Larvalentwicklung erfährt, einer eingehenderen Analyse zu unterziehen. In der vorliegenden Arbeit beschränken wir uns darauf, einerseits die Kenntnisse über die Thyroxineinwirkung im Kaulquappen-Versuch zu

ergänzen und die Grundlagen zu unseren Untersuchungen über das Verhalten des Reaktionssystems zu schaffen, andererseits die Frage nach dem Zustandekommen der Frühbereitschaft des Metamorphose-Reaktionssystems bei unserem Untersuchungsobjekt abzuklären. Dabei soll

1. ein objektives Verfahren zur Bestimmung des normogenetischen Bereitschaftsbeginns entwickelt und ausgearbeitet werden;
2. das zeitliche Anlagemuster der Reaktionsbereitschaft gegenüber dem Thyroxin bei *Rana temporaria* entworfen werden;
3. der Differenzierungszustand festgehalten werden, den die Anlagebezirke bei Bereitschaftsbeginn aufweisen;
4. auf Grund der erhaltenen Ergebnisse das Problem der Natur und Wirkungsweise der bereitschaftsbestimmenden Faktoren diskutiert werden.

In der vorliegenden Arbeit ist das Schwergewicht unserer Problematik auf die Frage nach dem Zustandekommen der Thyroxinempfindlichkeit verlagert. In einer geplanten Untersuchung möchte ich mich mit dem Ausreifungsprozess befassen, den das Metamorphose-Reaktionssystem während der Kaulquappenphase erfährt. Es soll darin gezeigt werden, in welcher Weise sich die morphogenetische Leistungsfähigkeit der thyroxinempfindlichen Körperterritorien mit zunehmendem Larvenalter und Differenzierungszustand verändert.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, an dieser Stelle meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. R. Geigy, der mir dieses Thema aus seinem eigenen Arbeitsgebiete überlassen hat, für die Förderung der vorliegenden Untersuchung meinen herzlichen Dank auszusprechen. Zu besonderem Dank fühle ich mich auch verpflichtet gegenüber Herrn Prof. Dr. P. Huber, der mein Manuskript einer kritischen Prüfung unterzogen und mich bei mathematischen Formulierungen in wertvoller Weise beraten hat. Ebenfalls möchte ich danken Herrn Prof. Dr. A. Portmann für sein reges Interesse, das er meiner Arbeit entgegengebracht hat, der Firma Hoffmann-La Roche u. Co. A. G. (Basel) für die freundliche Ueberlassung von synthetischem Thyroxin, sowie Herrn Dr. O. Schindler (Gaba A.G., Basel) für die kostenlose Herstellung von Tetramethylthioharnstoff.

ABSCHNITT I

MATERIAL UND METHODIK

1. *Wahl, Beschaffung und Aufzucht des Untersuchungsobjektes.*

Als Untersuchungsobjekt dienten in erster Linie Larven des Grasfrosches, *Rana temporaria* L., zur Abklärung einiger spezieller methodischer Fragestellungen Kaulquappen von *Alytes obstetricans* Laur. Die Larven des Grasfrosches erwiesen sich für die Durchführung der vorliegenden Untersuchung als besonders geeignet: Sie zeigen eine hohe Thyroxinempfindlichkeit, erweisen sich gegenüber experimentellen Eingriffen als sehr widerstandsfähig und sind während einer ausgedehnten Jahreszeit leicht in grosser Zahl zu beschaffen.

Die meist bis in den Frühsommer hinein erfolgte Zustellung von Grasfrosch-Gelegen aus den alpinen Regionen gewährleistete eine ausgedehnte Experimentalsaison. Durch Anwendung der Erfahrungen von Huxley (1929), Taniguchi (1931) und Belkin (1934 *a*, *b*), nach denen Temperaturen von 5—7° C die Amphibienmetamorphose zu blockieren vermögen, gelang es ferner, durch permanente Kältebehandlung der Larven (Eiskastentemperatur 7—8° C) bis in den Winter hinein gesunde Kaulquappen für Versuchszwecke bereitzuhalten.

In Anwendung der Erfahrungen von Gasche (1945) ernährte ich die zur Aufzucht gelangenden Larven mit fein zerriebenem, im Handel erhältlichem Brennesselpulver.

2. *Die Gewinnung des Versuchs-Ausgangsmaterials.*

Für die einzelnen Versuche musste ein statistisch einheitliches Ausgangsmaterial bereitgestellt werden. Dies wurde dadurch erreicht, dass 1.) alle in einen bestimmten Versuch eingehenden Individuen gleicher Artzugehörigkeit derselben Population entnommen oder aus demselben Laichballen aufgezüchtet wurden, 2.) alle Extreme ausgeschieden wurden. Die statistische Homogenität des Ausgangsmaterials konnte dann anhand einer Längen-Verteilungskurve, die Glockenform zeigen musste, überprüft werden. Die Erfahrung zeigte, dass die einzelnen Individuen eines auf diese Weise gewonnenen Materials im Thyroxin- Versuch quantitativ weitgehend gleichmässig reagieren, ein Verhalten, das von Fischer (1947) bestätigt werden konnte.

Die Larven befanden sich bei Versuchsbeginn stets in gutem Ernährungszustand, was für das Gelingen der Thyroxin-Versuche von Bedeutung sein soll (Roth, 1945). Kaulquappen, die ich in der freien Natur eingefangen hatte, liess ich vor Versuchsbeginn stets einige Tage hungern; anschliessend ernährte ich sie während mehreren Tagen

reichlich mit Brennesselpulver. Dadurch erreichte ich, dass sich auch die aus der freien Natur entstammenden Individuen bei Versuchsbeginn im gleichen Ernährungszustand befanden wie die im Laboratorium aufgezüchteten Larven.

3. *Allgemeine Methodik der Thyroxinversuche.*

Versuchsführung. — Im Prinzip bestand die Versuchsführung darin, Froschlarven von derselben Art, Herkunft und von einheitlichem Entwicklungszustand unter konstanten Versuchsbedingungen verschiedene Thyroxindosen zu verabreichen und die durch die Thyroxinbehandlung provozierten Reaktionsabläufe beobachtend und messend zu verfolgen. Parallel zu den Thyroxin-Versuchen erfolgte jeweils unter denselben Versuchsbedingungen die Durchführung eines Blindversuches. Versuchs- und Kontrolltiere wurden stets in Kristallisierschalen gehalten (Schalen-Versuch), deren Fassungsvermögen zwischen 50 ccm und 1000 ccm variierte. Während den Versuchen wurden die Individuen entweder dauernd ernährt oder die Larven erhielten überhaupt keine Nahrungszufuhr (Thyroxin-Hungerversuch). Die Führung von Kontrolltieren erlaubte es, im Thyroxin-Hungerversuch auftretende Hungereffekte bei der Auswertung der Versuchsergebnisse zu berücksichtigen.

Thyroxinbehandlung. — Die Applikation des Thyroxins erfolgte ausschliesslich in der Form von ruhenden Bädern konstanter Thyroxin-Aussenkonzentration. Diese Form der Thyroxinverabreichung liess sich auf zwei verschiedenen Wegen realisieren:

1. Durch Kurzbehandlung. Die Larven wurden während wenigen Stunden dem Thyroxinbad ausgesetzt, nach Abbruch der Behandlung mit frischem Brunnenwasser abgespült und in eine thyroxinfreie Versuchslösung verbracht (kurzfristiges Thyroxinbad);
2. durch Dauerbehandlung. Die Larven wurden während der gesamten Versuchsdauer bis zu ihrem Eingehen den Thyroxinlösungen exponiert (Thyroxin-Dauerbad).

Während der Behandlungsdauer wurde versucht, die Thyroxin-Aussenkonzentration konstant zu halten. Das Absinken der Thyroxin-Aussenkonzentration, das durch die Thyroxinaufnahme der Larven verursacht wird, kompensierte ich durch periodische Erneuerung der Badeflüssigkeit. Vor Erneuerung der Versuchslösungen erfolgte jeweils eine gründliche Reinigung der Zuchtschalen.

Eine Verminderung der Thyroxin-Aussenkonzentration kann durch eine Inaktivierung resp. Zerstörung von Thyroxin, die in der Badeflüssigkeit erfolgt, gefördert werden. Eine derartige Inaktivierung kann unter dem Einfluss von Stoffen, die von den Larven selbst oder von den in der Badeflüssigkeit enthaltenen Mikroorganismen ausgeschieden werden, zustandekommen. Um zu überprüfen, ob überhaupt und in

welchem Umfang Thyroxin in der Badeflüssigkeit inaktiviert wird, hielt ich ungefähr 20 mittlere Kaulquappen von Alytes obstetricans in ca. 200 ccm Brunnenwasser während 4 Stunden ohne Nahrungszufuhr und filtrierte anschliessend daran die von den Organismen abgetrennte Badeflüssigkeit. Das klare Filtrat, das nur eine schwache Grünfärbung zeigte [1], wurde mit einigen Tropfen NaOH versetzt, bis es schwach alkalisch reagierte (pH = 9,0). Durch Auflösen von 4,08 mg kristallisiertem d,l-Thyroxin in 1 ccm 0,1 n-NaOH und durch Verdünnung mit 40 ccm Filtrat erhielt ich eine stabile 9,96 mgr.%-ige Thyroxinlösung,

Tabelle I.

Versuch über die Inaktivierung des Thyroxins.

Zeit seit Versuchsbeginn in Stunden	Thyroxinkonzentration der mit Badeflüssigkeit hergestellten Thyr-Lösung in mgr-%	
	berechnet	kolorimetrisch bestimmt
0	9,96	10,02
1	—	10,01
2	—	10,04
3	—	10,03
4	—	10,06
5	—	9,96

welche die für die Inaktivierung in Frage kommenden Stoffe enthielt. In Zeitabständen von je einer Stunde wurde die Thyroxinkonzentration dieser Lösung mit Hilfe eines speziell für solche Zwecke ausgearbeiteten Analysenverfahrens (Moser, 1947) kolorimetrisch bestimmt [2].

Würde nun unter dem Einfluss der in der Badeflüssigkeit resp. in deren Filtrat enthaltenen Stoffe Thyroxin zerstört, so müsste die Thyroxinkonzentration der mit Badeflüssigkeit hergestellten Lösung mit zunehmender Versuchszeit stetig abnehmen.

Aus Tabelle I geht hervor, dass die Thyroxinkonzentration innerhalb der Fehlerbreite (± 2%) der Bestimmungsmethode konstant bleibt. Wir schliessen daraus, dass die in der Badeflüssigkeit erfolgende Inaktivierung von Thyroxin während den ersten fünf Behandlungsstunden entweder gleich Null oder aber sicher so gering ist, dass sie vernachlässigt werden kann.

[1] Um eine starke Verunreinigung der Badeflüssigkeit durch Kotabsonderung zu vermeiden, wurden die Kaulquappen vor Versuchsbeginn einige Tage hungernd gehalten.

[2] Die kolorimetrische Bestimmung des Thyroxins erfolgte unter Umgehung der sich schwierig gestaltenden und nur ungenaue Resultate liefernden Extraktion mit Butanol direkt an der zu untersuchenden Lösung. In Vorversuchen konnte gezeigt werden, dass die in der Lösung vorhandenen Fremdstoffe die Farbreaktion des Thyroxins nur unwesentlich stören.

Die Angabe der in den verschiedenen Thyroxin-Versuchen angewandten Konzentrationen geschieht jeweils in der Form der Proportion 1 : X, d. h. 1 Gewichtsteil Thyroxin ad X Gewichtsteile Lösungsmittel, oder in γ-%, d.h. in γ[1] Thyroxin ad 100 ccm Lösungsmittel. Zur Herstellung der Thyroxinlösung standen mir Ampullen der Firma Hoffmann-La Roche A. G., Basel, zur Verfügung. Diese Ampullen enthalten eine 1‰-ige alkalische Lösung von synthetischem d,l - Thyroxin. Durch Verdünnen dieser Ampullenlösungen 1 : 1000 mit Brunnenwasser (pH = 7,02) konnten stabile Thyroxinlösungen bis zu Konzentrationen von ungefähr 1 : 200'000 erzeugt werden, die sich auch bei einer Verschiebung des pH in den schwach sauren Bereich hinein als haltbar erwiesen. Bei der Herstellung stärkerer Thyroxinkonzentrationen als ungefähr 1 : 200'000 wurde die Verdünnung der Ampullenlösung mit schwach alkalischem Wasser vorgenommen. Um ein Ausfallen des Thyroxins in derart hochkonzentrierten Lösungen zu verhindern, musste das pH dauernd auf einem Wert von 8 bis 10 gehalten werden. Die in dieser Untersuchung angewandten Thyroxinkonzentrationen variierten zwischen der im Kaulquappen-Versuch hochwirksamen Dosis 1 : 500'000 (= 200 γ-%) und der nur noch geringe Wirkungen entfaltenden Konzentration 1 : 300'000'000 (= 0,33 γ-%). Stärkere Thyroxinkonzentrationen als 1 : 200'000 (= 500 γ-%) kamen — abgesehen von der durch sie bewirkten Ueberdosierung — infolge ihrer Instabilität in Versuchslösungen, die Kaulquappen enthalten, in unseren Versuchen nicht in Frage. Es zeigte sich nämlich im Verlaufe dieser Untersuchung, dass in anfänglich klaren und stabilen Thyroxinlösungen der Konzentration 1 : 10'000 (pH = 9,0), in die mehrere Kaulquappen von *Alytes obstetricans* verbracht wurden, das Thyroxin jeweils schon nach ungefähr 15—20 min. Behandlungszeit in der Form eines milchig-weissen Niederschlages mikrokristallin auszufallen begann. Ich konnte mir diese Erscheinung nicht anders erklären, als dass Kaulquappen, die schwach NaOH-alkalischen Versuchslösungen exponiert werden, durch Ausscheidung einer Säure die Wasserstoffjonenzahl der Badeflüssigkeit herabzusetzen vermögen. Um diesen Vorgang genauer festzuhalten, wurden 20 mittlere *Alytes*-Kaulquappen in 150 ccm schwach NaOH-alkalische, thyroxinfreie Versuchslösung (pH = 9,5) verbracht und in periodischen Zeitabständen die Wasserstoffjonenzahl der Badeflüssigkeit mit Hilfe der Indikatorenmethode bestimmt. Wie ich feststellen konnte nimmt das pH während den ersten 15 min von 9,5 bis 8,5 fast linear ab, um sich dann, sprunghaft von 8,5 auf 6,0 abfallend, in den nächsten 5 min. in den sauren pH-Bereich zu verschieben. Der pH-Wert 6,0 bleibt während der weiteren Versuchszeit (3,7 Stunden) konstant (siehe Fig. 1). Dieses Verhalten erwies sich in mehreren Versuchen als ein streng reproduzierbares. Wichtig erscheint mir in diesem Zusammenhang nicht die Interpretation dieses Phänomens, sondern vielmehr seine praktische Bedeutung für die Verwendbarkeit hochkonzentrierter Thyroxinlösungen

[1] $1\ \gamma = 10^{-6}$ gr.

im Kaulquappen-Versuch. Da sich einerseits Thyroxinkonzentrationen $c_a \geq 1 : 200'000$ nur in schwach alkalischen Lösungen als stabil erweisen, da andererseits aber Kaulquappen das pH der dargebotenen schwach alkalischen Versuchslösungen nach wenigen Minuten in den sauren pH-Bereich verschieben, so wird das Thyroxin in hochkonzentrierten Badeflüssigkeiten schon nach kurzer Behandlungszeit auszufallen beginnen. An sich stabile Thyroxinlösungen, deren

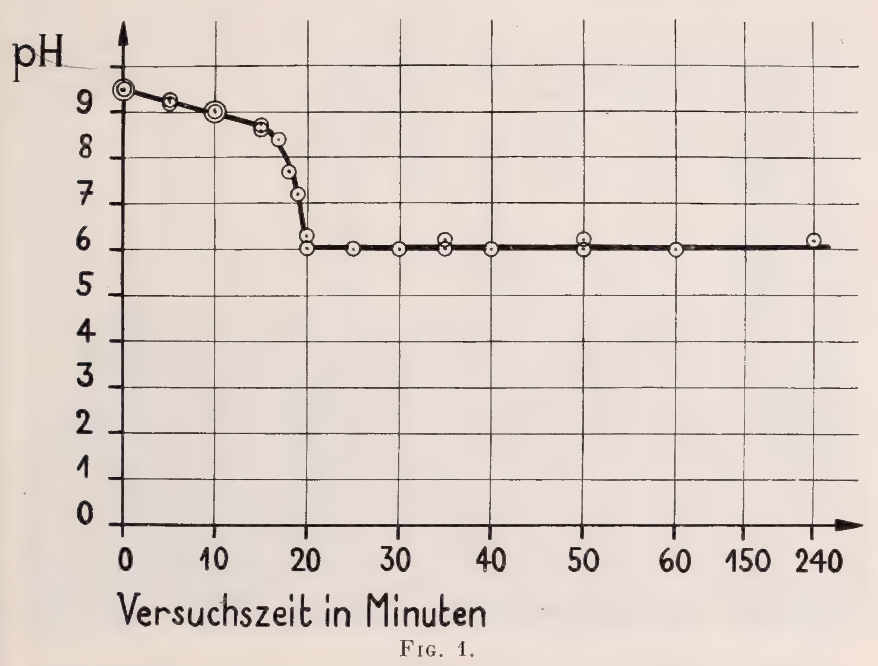


Fig. 1.

Die durch Kaulquappen (*Alytes obstetricans* Laur.) verursachten Aenderungen des pH der Badeflüssigkeit.

Konzentration stärker als ungefähr 1 : 200'000 ist, erweisen sich demnach im Kaulquappen-Versuch als unbeständig; ihre Verwendung ist infolgedessen im quantitativen Thyroxin-Versuch zu vermeiden[1].

---

[1] Von verschiedenen Autoren sind Angaben bekannt, nach denen Thyroxinkonzentrationen $c_a \gg 1 : 200'000$ im Kaulquappen-Versuch verwendet wurden (Fontès und Aron, 1929, sowie Alphonse und Baumann, 1935: $c_a = 1 : 50'000 = 2000\ \gamma\text{-}\%$), ohne dass die Erscheinung der pH-Verschiebung in der Badeflüssigkeit der Kaulquappen bemerkt resp. berücksichtigt (z. B. durch Pufferung der Versuchslösungen) worden wäre. Es ist daher anzunehmen, dass in den von diesen Autoren durchgeführten Experimenten infolge Ausfällung nur ein bestimmter Bruchteil des äusserlich applizierten Thyroxins in gelöster, d. h. penetrationsfähiger Form auf die Larven einzuwirken vermochte.

D i e K o n s t a n z d e r V e r s u c h s b e d i n g u n g e n. Unter der Vielzahl der exogenen Faktoren, die den Ablauf der Thyroxin-Versuche zu beeinflussen vermögen, erweisen sich Temperatur, Individuen-Raumdichte (d. h. die Anzahl gleichwertiger Individuen pro Volumeneinheit Badeflüssigkeit), Ernährung und stoffliche Zusammensetzung der verabreichten Versuchslösungen als besonders wirksam. Um eindeutige und reproduzierbare Resultate zu erhalten, bemühte ich mich stets

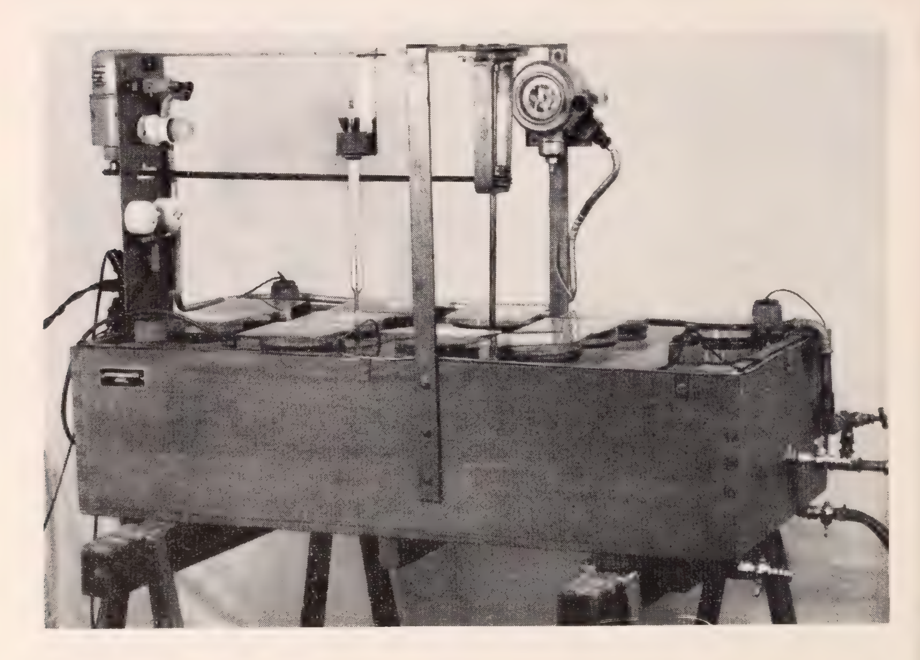


Fig. 2.
Wasserbad-Thermostat für entwicklungsphysiologische Untersuchungen an aquatilen Tieren.

darum, während des Versuchsablaufes grösstmögliche Konstanz der Versuchsbedingungen zu erzielen. Zur Einhaltung der Temperaturkonstanz fanden zu Beginn dieser Untersuchung Raumthermostaten Verwendung, die eine Temperaturkonstanz von $\pm$ 0,5° C (maximale Abweichung) zu erzeugen vermochten. Später gelangte ein nach eigenen Plänen konstruierter Wasserbadthermostat für entwicklungsphysiologische Untersuchungen an aquatilen Tieren zur Anwendung (siehe Fig. 2, 3). Dieser setzt sich aus einem Wasserbadbassin WB von 100 Litern Fassungsvermögen und einem maximalen Wasserstand von 20 cm, einer Kühlanlage K, einer elektrischen Heizvorrichtung H für das Wasserbad, einem Thermoregulator TR und einem Rührwerk R zusammen. Die Kühlung des Wasserbades erfolgt durch einen konstanten Zustrom von Kühlwasser in die Kühlanlage. Zustrom und Abfluss des

Kühlwassers sind derart geregelt, dass die Kühlanlage K dauernd prall mit Wasser gefüllt ist. Das Rührwerk wird durch einen Elektromotor für Dauerbetrieb (N = 0,025 PS) angetrieben und arbeitet absolut zuverlässig während eines ganzen Monats. Durch Inbetriebsetzung der Kühlanlage, der Heiz- und der Regulationsvorrichtungen des Wasserbades gelingt es, selbst bei hochsommerlichen Laboratoriumstemperaturen von 26° C, konstante Wasserbadtemperaturen von 18° C zu erzeugen. Die stets mit Glasplatten gedeckten und in das Wasserbad eingetauchten Zuchtschalen nehmen die Temperatur des umgebenden Wasserbades mit hinreichender Genauigkeit an. Mit Hilfe dieser Appara-

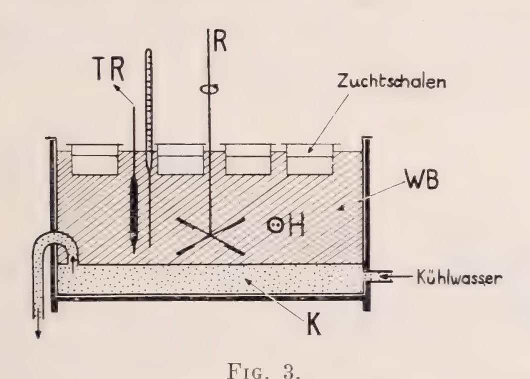


Fig. 3.
Schema des Wasserbadthermostaten.

tur kann eine Temperaturkonstanz von ± 0,3° C (maximale Abweichung) erreicht werden.

Während die Konstanthaltung der Individuen-Raumdichte und der chemischen Zusammensetzung des Badewassers eine leicht durchführbare ist, stellen sich der Konstanthaltung der Ernährungsbedingungen im Thyroxin-Versuch erhebliche Schwierigkeiten entgegen. Die durch das Thyroxin ausgelösten Umwandlungen der Mund- und Darmstruktur bewirken eine Sistierung der Nahrungsaufnahme bei den Versuchstieren, während die Kontrollen die dargebotene Nahrung weiterhin aufzunehmen imstande sind. Diese Schwierigkeiten in der Konstanthaltung der Ernährungsbedingungen bei Versuchs- und Kontrolltieren lassen sich überwinden, wenn die Versuchs- und Kontrolltiere während des Versuchs überhaupt keine äussere Nahrungszufuhr erhalten (Thyroxin-Hunger-Versuch, siehe Allen, 1932) und sich allein von ihren autochthonen Nahrungsreserven erhalten müssen.

Die Hemmung autochthoner Schilddrüsenwirkungen. Etkin (1935) konnte nachweisen, dass die eigene Schilddrüse junger Kaulquappen (Prämetamorphose-Stadien) keinen oder zumindest nur einen unbedeutenden Einfluss auf den Ablauf der Thyroxinmetamorphose ausübt. Das äusserlich applizierte Thyroxin fördert die Aktivität der Schilddrüse nicht; die Thyreoidea zeigt nach Thyroxin-

behandlung vielmehr das Bild der Hypofunktion. Verwendet man hingegen ältere Kaulquappen (Prometamorphose-Stadien), so macht sich der Einfluss der autochthonen Schilddrüsenaktivität auf den Ablauf der Thyroxin-Versuche deutlich bemerkbar. Diese Befunde mussten bei der Durchführung der vorliegenden Untersuchung berücksichtigt werden. In Thyroxinversuchen, in denen neben jungen und mittleren Kaulquappen auch ältere Larvenstadien zur Untersuchung gelangten, wurde die autochthone Schilddrüsentätigkeit durch Behandlung der Versuchs- und Kontrolltiere mit schilddrüsenhemmenden Stoffen (Astwood, 1943; Hughes und Astwood, 1944; Gasche, 1946 *a*, *b*) ausgeschaltet, resp. in hinreichendem Masse gehemmt. Dieser Weg ermöglichte es uns, die bei *Rana*-Larven ziemlich schwierig durchzuführende, vor allem aber zeitraubende und nicht in allen Fällen erfolgreiche Thyroidektomie zu umgehen.

4. *Die Messtechnik.*

Um den Ablauf der Thyroxinmetamorphose der biometrischen Analyse zugänglich zu machen, mussten für eine Reihe von Körperteilen und Körperabschnitten charakteristische Messgrössen ausgewählt und festgelegt werden. Bei der Auswahl der Messgrössen wurden diejenigen bevorzugt, die während der Metamorphose besonders intensiven Variationen unterworfen sind und für deren Abgrenzung leicht erfassbare Fixpunkte zur Verfügung stehen. Die Definition der Lage der Fix- und Messpunkte erfolgt in Fig. 4 *a*-4 *e* sowie in der Beschreibung der ausgewählten Messtrecken.

Beschreibung der Messtrecken. — Strecken, die in lateraler Objektlage zur Ausmessung gelangen, sind mit „L“ bezeichnet; entsprechend werden die in ventraler Objektlage zur Bestimmung gelangenden Strecken mit dem Symbol „V“ versehen.

(L 1): Körperlänge. Distanz zwischen Kopfspitze und Schwanzspitze auf der Körperlängsachse. (Fig. 4a)

(L 2): Kopf-Rumpflänge. Parallel zur Körperlängsachse gemessene Distanz zwischen Kopfspitze und ventralem Ansatz des Schwanzstammes am Rumpf. (Fig. 4a)

(L 3): Hinterextremitätenlänge. Länge der Hinterextremität oder von deren Anlage, gemessen von ihrem Ursprung bis zu ihrer distalsten Zehenspitze resp. Abrundung in parallel zum Ruderschwanz ausgestrecktem Zustand. (Fig. 4a)

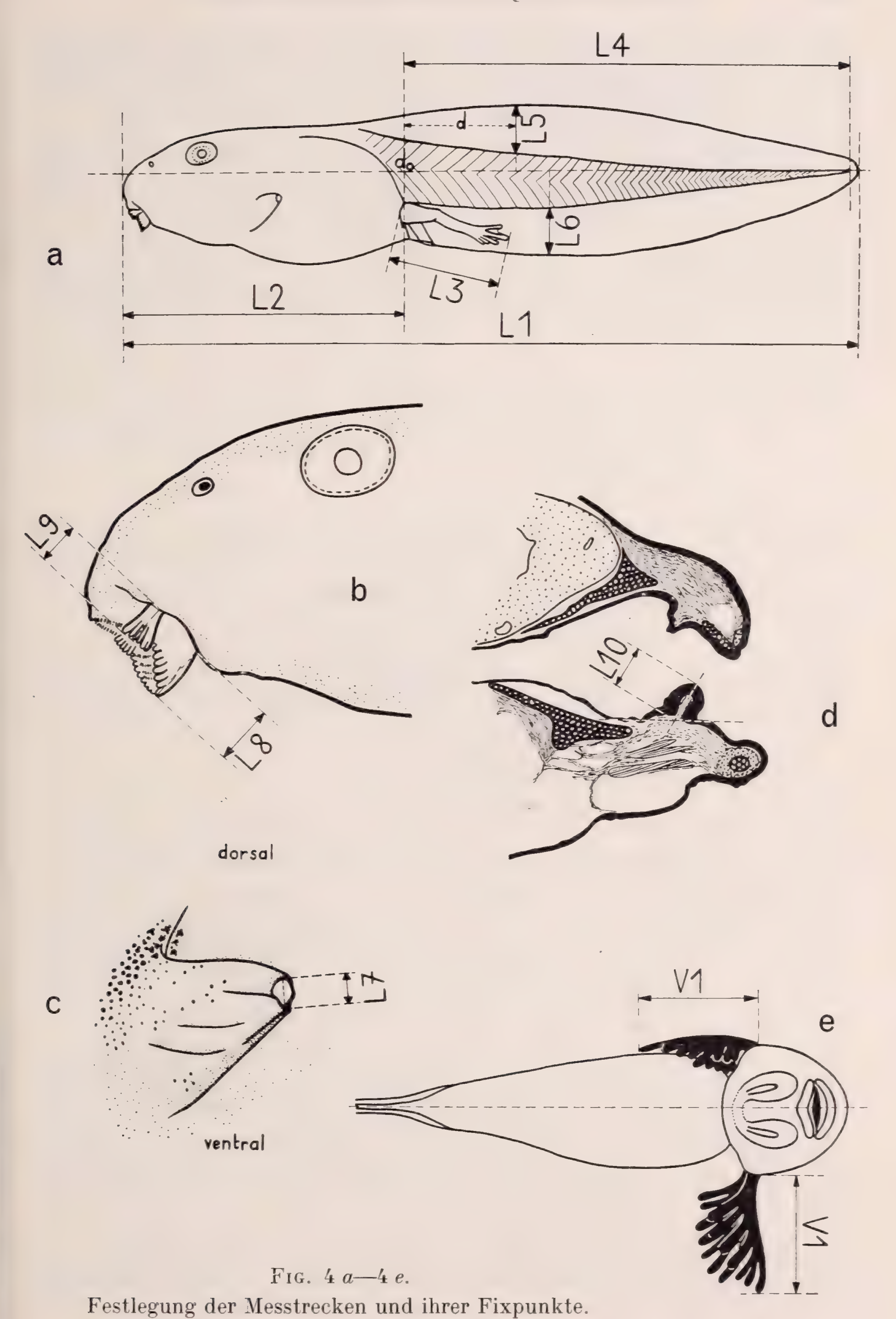


FIG. 4 *a*—4 *e*.
Festlegung der Messtrecken und ihrer Fixpunkte.

(L 4): Schwanzstammlänge. Länge der zentralen Schwanzpartie von der Spitze des Schwanzstammes bis zu seinem ventralen Ansatz am Rumpf. (Fig. 4a)

(L 5): Dorsale Flossensaumhöhe. Höhe des dorsalen Flossensaumes in jeweils definierten Abständen d_1, d_2, d_3 ..., d_n auf der Körperlängsachse. (Fig. 4a)

(L 6): Ventrale Flossensaumhöhe. Höhe des ventralen Flossensaumes, definiert entsprechend Mestrecke L 5. (Fig. 4a)

(L 7): Durchmesser der Operkularöffnung. Maximaler Durchmesser der linksseitigen Operkularöffnung (Linksseitigkeit bezogen auf Dorsalansicht des Objektes). (Fig. 4c)

(L 8): Mediane Unterlippendistanz. Abstand zwischen medianer Ansatzstelle der Unterlippe am Körper und medianer Abgrenzung des Lippensaumes oder von dessen Anlage. (Fig. 4b)

(L 9): Laterale Unterlippendistanz. Abstand zwischen dem Ansatz der die Mundwinkel umrahmenden Partie der Unterlippe am Körper und ihrer distalsten Begrenzung. (Fig. 4b)

(L 10): Zungendistanz. Länge der Zunge oder von deren Anlage, gemessen von der Basis bis zu ihrer äussersten Begrenzung. (Fig. 4d)

(V 1): Länge der äusseren Kieme. Abstand der äussersten Kiemenspitze des ersten Kiemenästchens von der Wurzel des Kiemenstammes. (Fig. 4e)

Die Ausführung der Messungen. — Die Messungen erfolgten fast ausschliesslich am lebenden, narkotisierten Objekt. Als Narkotikum diente eine wässrige Lösung von M. S. 222-Sandoz [1], deren Konzentration je nach Alter und Empfindlichkeit der Larven zwischen 1 : 5000 und 1 : 10'000 variierte und die nie länger als 15 bis 30 min. zur Einwirkung gelangte. Die Bestimmung der Zungendistanz (Mes-

[1] Das von der Firma Sandoz A. G., Basel, hergestellte M. S. 222 ist ein gut wasserlösliches Narkotikum für poikilotherme, aquatile Wirbeltiere (Rothlin, 1932); chemisch ist es ein Isomeres des Anästhesins.

strecke L 10) und der Länge der äusseren Kieme (Messtrecke V 1) [1] konnte nur nach erfolgter Sektion der Larven, d. h. in totem Zustand ausgeführt werden. In denjenigen Fällen, in denen ich gezwungen war, tote Larven zur biometrischen Analyse zu verwenden, gelangten stets solche Objekte zur Ausmessung, die in Bouin' scher Flüssigkeit fixiert und anschliessend in 75%-igem Alkohol konserviert wurden. Die Veränderungen, die die Messtrecken unter dem Einfluss der fixierenden und konservierenden Stoffe erlitten haben, können daher als weitgehend konstant angenommen werden. Die Angaben, die sich auf die vereinzelt durchgeführten Messungen an toten Individuen beziehen, werden im Verlauf dieser Untersuchung jeweils durch besondere Anmerkungen gekennzeichnet.

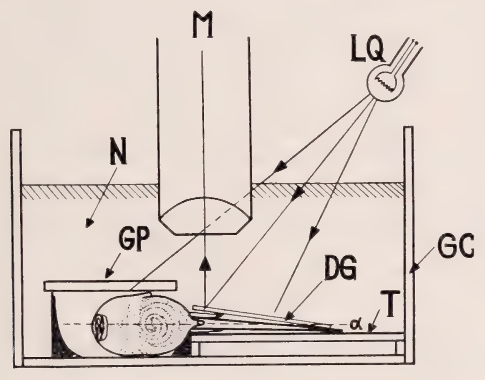


Fig. 5.

Anordnung zur Durchführung mikroskopischer Messungen am lebenden Objekt (laterale Objektlage).

Je nach der Grösse der zu untersuchenden Organe und Körperteile erfolgten die Messungen direkt mit Hilfe eines kleinen Masstabes oder indirekt unter Zuhilfenahme eines Leitz-Mikroskopes mit Mikrometerokular und verschiebbarem Objekttisch sowie einer auf den Objekttisch passenden Messcuvette aus Glas. Um grössere Messfehler vermeiden zu können, musste stets darauf geachtet werden, dass das zur Ausmessung bestimmte Objekt in voll ausgestrecktem Zustand die charakteristische Lateral- oder Ventrallage in der Messcuvette oder auf dem Messtisch einnahm. Die in Fig. 5 schematisch dargestellte Anordnung ermöglichte genaue mikroskopische Messungen in lateraler Objektlage. Beim Arbeiten mit lebendem Material wird die auf den verschiebbaren Objekttisch des Mikroskops (M) passende Glascuvette (GC) mit dem Narkotikum (N), beim Arbeiten mit konserviertem Material mit

[1] Während der Umwandlung der Junglarve in die Jungkaulquappe werden die in Abbau begriffenen äusseren Kiemen von der Operkularfalte überwachsen, sodass ihre Ausmessung erst nach erfolgter Sektion durchgeführt werden kann.

75%-igem Alkohol aufgefüllt. In der Messcuvette ist ein etwa die Hälfte der Bodenfläche einnehmender und ca. 1—3 mm hoher Glastisch (T) angebracht. Das Objekt wird in lateraler Lage derart in der Messcuvette plaziert, dass die Kopf-Rumpfpartie den Boden berührt, der Ruderschwanz eben ausgestreckt auf die Tischplatte (T) zu liegen kommt und die Körperlängsachse (α) möglichst parallel zum Cuvettenboden verläuft. Die Fixierung der lateralen Objektlage gelingt durch Beschwerung des Ruderschwanzes und der parallel zu diesem ausgestreckten Hinterextremität mit einem Deckglas (DG) oder je nach den Verhältnissen mit einem etwas massiveren Glasplättchen. Das störende Aufsteigen der Kopf-Rumpfpartie, das durch die Anwesenheit grösserer Mengen von Atmungsluft im Pharynx und Peribranchialraum der narkotisierten Larven verursacht wird, lässt sich durch eine Glasplatte (GP) verhindern, die in Rumpfhöhe derart über dem Objekt angebracht wird, dass sie keinen Druck auf dieses ausübt. Die Einstellung und Ausmessung der einzelnen Strecken erfolgt im Auflicht, das durch eine starke Lichtquelle (LQ) erzeugt wird. Eine entsprechende Anordnung verwendete ich für die mikroskopischen Messungen in ventraler Objektlage.

Die statistische Auswertung des Zahlenmaterials. Zur statistischen Bearbeitung des Zahlenmaterials fand das für den Praktiker gegeignete Werk von Linder (1945) Verwendung. Zur Bestimmung der Mittelwerte standen meist 5, selten 10 Einzelwerte zur Verfügung. Die Erfahrung zeigte, dass die fortschreitende Ausmessung derselben 5 Individuen, die einem statistisch einheitlichen Ausgangsmaterial entstammen, schon recht brauchbare Durchschnittswerte zu liefern vermag.

5. *Die histologische Technik.*

Die Fixierung der Larven erfolgte stets total im Bouin'schen Fixierungsgemisch. Die in 75%-igem Alkohol konservierten Objekte wurden nach der Methode von Peterfi und Romeis über absoluten Alkohol, Methylbenzoat-Celloidin und Benzol in Paraffin vom Schmelzpunkt 55-66° C eingebettet. Als Schnittdicke wählte ich stets 7 μ. Unter den verwendeten Farblösungen bewährte sich besonders das Heidenhain'sche Hämatoxylin allein oder in Kombination mit Eosin, sowie die Methylblau/Eosin-Kombination nach Mann.

ABSCHNITT II

ABLAUF UND INDUKTION DER THYROXINMETAMORPHOSE

1. *Der Metamorphoseablauf und seine biometrische Analyse.*

Die Anurenmetamorphose stellt eine Gesamtheit von Abbau-, Neuentwicklungs- und Weiterentwicklungsprozessen dar (Geigy, 1941 *b*; Geigy und Portmann, 1941), die zu verschiedenen Zeiten einsetzen und mit abgestufter Geschwindigkeit erfolgen. Nach Etkin (1932) lassen sich bei Anuren zwei charakteristische Phasen des Metamorphosenablaufs voneinander unterscheiden:

1. Die Prometamorphosephase, die durch das rapide Wachstum der Hinterextremitäten und der Schilddrüse, durch die Veränderungen der Hautpigmentierung, sowie durch eine Verminderung des Wassergehaltes der Gewebe ausgezeichnet ist.
2. Die Phase des Metamorphose-Klimax (Metamorphose-Krisis), die die Gesamtheit der intensiv verlaufenden Abbau- und Umgestaltungsprozesse an den Mundteilen, dem inneren Kiemenapparat, dem Spiraldarm, dem Ruderschwanz etc. umfasst, die ferner durch eine weitere Intensivierung der Dehydratation der Körpergewebe, sowie durch die zunehmende Verlangsamung des Hinterextremitäten- und des Schildrüsenwachstums gekennzeichnet ist.

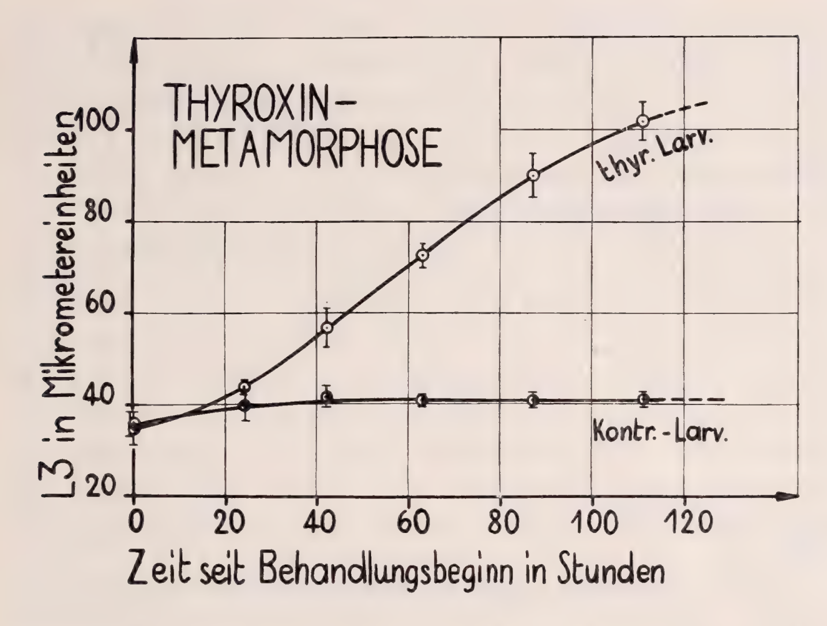
Die Umwandlung der Kaulquappe in einen lebensfähigen Jungfrosch kann nur dann gelingen, wenn die Metamorphose-Teilprozesse zeitlich aufeinander abgestimmt sind. So darf beispielsweise der Abbau des inneren Kiemenapparates erst dann einsetzen, wenn die Lungen ihre volle Ausbildung erfahren haben und als solche die Funktion der verschwindenden Kiemen übernehmen können. In der normalen Anurenmetamorphose erfolgen daher die einzelnen Metamorphose-Ereignisse in einer ganz bestimmten Folge, die das Zustandekommen eines lebensfähigen Jungfrosches gewährleistet. Schreiber (1934) bezeichnet diese spezifische Sukzession als morphogenetische Serie („serie morfogenetiche"), Etkin (1935) charakterisiert sie als Metamorphose-Mus-

ter („metamorphic pattern"). Die Reihenfolge, in der die verschiedenen Metamorphose-Reaktionen einsetzen, wollen wir als Metamorphose-Reaktionsmuster kennzeichnen. Das Reaktionsmuster stellt einen Spezialfall der morphogenetischen Serie dar, da letztere nicht nur den regionalen Metamorphose-Start, sondern beliebige Metamorphose-Episoden umfasst.

Die für das Normalgeschehen spezifische Sukzession der Metamorphose-Episoden wird in der experimentell erzwungenen Umwandlung dann angenähert eingehalten, wenn die Versuchstiere in Bädern gehalten werden, deren Thyroxinkonzentration mit fortschreitendem Reaktionsablauf stufenweise erhöht wird, niemals dann aber, wenn die Larven unter den Einfluss konstanter Thyroxin-Aussenkonzentrationen gelangen (Etkin, 1935). Bei Dauereinwirkung stärkerer Thyroxin-Aussenkonzentrationen treten die für den Metamorphose-Klimax charakteristischen Ereignisse schon kurze Zeit nach Behandlungsbeginn ein; demgegenüber werden die übrigen Metamorphose-Vorgänge nicht in entsprechendem Masse beschleunigt, sodass in der Folge jene „Stauchfröschchen" mit unterentwickelten Extremitäten, klaffendem Mund und übertriebenem Exophthalmus entstehen, die rasch an den erlittenen Entwicklungsstörungen (Geigy, 1941 *a*) und an Sauerstoffmangel (Jarisch, 1920) zugrundegehen. Diese Disharmonien des experimentell erzwungenen Metamorphoseablaufs sind nach Schreiber (1934) darauf zurückzuführen, dass bei massiver Schilddrüseneinwirkung sowohl die thyroxinempfindlichsten als auch die thyroxinunempfindlicheren Körperterritorien praktisch miteinander zur maximalen Reaktionsleistung veranlasst werden, ganz im Gegensatz zum Normalgeschehen, wo die immer stärker sezernierende Schilddrüse die verschieden thyroxinempfindlichen Körperbereiche nacheinander zu voller Aktivität aufruft.

Unsere erste Aufgabe besteht darin, die unter dem Einfluss des Thyroxins zustandekommenden Metamorphose-Teilvorgänge einer quantitativen Analyse zu unterziehen. Wir beschränken uns dabei auf diejenigen Organreaktionen, die für unsere späteren Betrachtungen von Bedeutung sind.

Das Verhalten der Hinterextremitätenanlagen. Während die Extremitäten der Urodelenlarve durch das Schilddrüsenhormon nicht beeinflussbar sind (Uhlenhuth, 1921), zeigen die Extrmitätenanlagen der Anurenlarve eine hohe



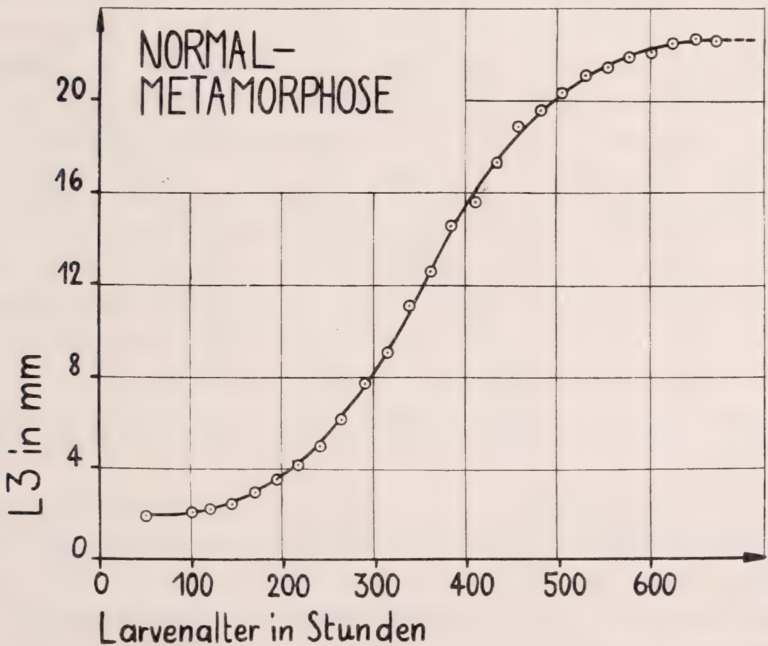


Fig. 6.

Rana temporaria. Das beschleunigte Wachstum der Hinterextremitäten während der Thyroxin- und Normalmetamorphose (L 3 = Hinterextremitätenlänge).

Thyroxinempfindlichkeit (CHAMPY, 1922 *a*, *b*; ROMEIS, 1923/24; ALLEN, 1932; ETKIN, 1935; GEIGY, 1941 *a* u.a.). Die in den Körper der Kaulquappe eindringenden Schilddrüsenstoffe verursachen eine deutlich erkennbare Beschleunigung des Wachstums und der Differenzierung der Extremitätenknospen. Entsprechend hat bei den Anuren die Ausschaltung der autochthonen Schilddrüsenaktivität durch frühzeitig erfolgende Thyroidektomie (ALLEN, 1918; HOSKINS E. R. und M. M., 1917; ETKIN, 1935) oder durch frühzeitig einsetzende Dauerbehandlung mit schilddrüsenhemmenden Stoffen von einem bestimmten Larvenalter an eine deutliche Verzögerung der Extremitätenentwicklung zur Folge (ALLEN, 1918). Der obere Teil von Fig. 6 veranschaulicht den für die Thyroxinmetamorphose charakteristischen Verlauf des Längenwachstums der Hinterextremitätenanlagen. Die Kurvenpunkte stellen stets Mittelwerte dar, die durch fortlaufende Ausmessung von fünf Individuen, die im Stadium der jüngeren Kaulquappe mit Hinterbein-Zäpfchen zur Thyroxinbehandlung gelangten, gewonnen wurden. Da die Streuung der individuellen Messwerte für Versuchs- und Kontrolltiere durchschnittlich nur $\pm$ 5,3% des Mittelwertes ausmacht, folgt die Mittelwertkurve weitgehend der Längenwachstumskurve des einzelnen Individuums. Wie aus der Darstellung hervorgeht, beginnt sich der Einfluss der Thyroxinbehandlung an den Hinterextremitätenanlagen erst nach Ablauf des ersten Behandlungstages deutlich erkennbar auszuwirken. Zwischen dem zweiten und dem dritten Versuchstag erreicht die Wachstumsgeschwindigkeit bei den thyreotischen Larven ihr Maximum, um dann mit weiterhin fortschreitender Versuchszeit wieder etwas abzunehmen. Da die Larven während des Versuches keine Nahrungszufuhr erhielten (Thyroxin-Hungerversuch), zeigt die Längenwachstumskurve der Kontrolltiere einen ausgesprochen flachen Verlauf; schon am zweiten Versuchstag stellt sich Wachstumsstillstand ein.

Zu Vergleichszwecken ist im unteren Abschnitt der Darstellung die Längenwachstumskurve einer einzelnen, normal metamorphosierenden Kaulquappe von *Rana temporaria* dargestellt. Der Nullpunkt der Zeit- oder Altersskala entspricht jenem Larvenalter, von dem ab es noch genau 18 Tage dauert, bis die erste Vorderextremität durch das Perforationsloch „durchbricht". Entsprechend wie bei den von ETKIN (1932) untersuchten amerikanischen Frosch-

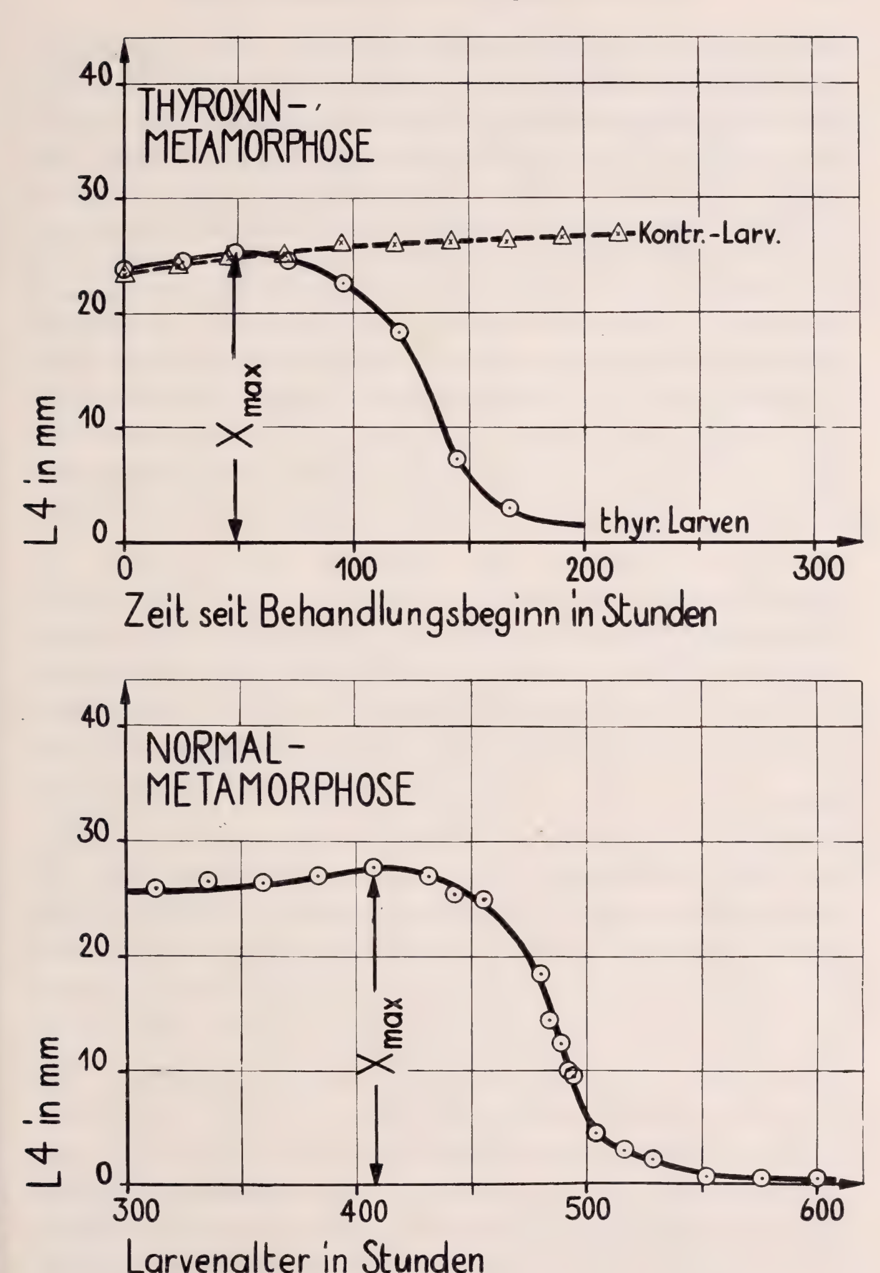


FIG. 7.

Rana temporaria. Reduktion der zentralen Schwanzpartie während der Thyroxin- und Normalmetamorphose (L 4 = Schwanzstammlänge).

arten finden wir bei *Rana temporaria* L. eine S-förmige Längenwachstumskurve der Hinterextremität. Während der relativ ausgedehnten Kaulquappenphase (Prämetamorphose) erfolgen Extremitätenwachstum und -differenzierung nur sehr langsam. Zu Beginn der Prometamorphose aber, offenbar im Zusammenhang mit der zu diesem Zeitpunkt einsetzenden Steigerung der Hypophysen- und Schilddrüsenaktivität, erfahren Hinter- und Vorderextremitätenwachstum eine eminente Beschleunigung („prometamorphic hind leg growth" nach ETKIN, 1932-1935). Die Wachstumsgeschwindigkeit erreicht rasch ein Maximum, um dann mit weiterhin zunehmender Entwicklungszeit langsam gegen Null abzusinken. Nach Abschluss der Metamorphose sind die zu Sprungbeinen ausgebildeten Hinterextremitäten wiederum durch ein relativ langsam erfolgendes Längenwachstum gekennzeichnet, entsprechend wie ihre Anlage während der Prämetamorphose.

Das Verhalten des Ruderschwanzes. Der Kaulquappenschwanz gliedert sich in die zentrale Schwanzpartie (kurz als Schwanzstamm bezeichnet) und in den dorsalen und den ventralen Flossensaum. Die nach Verabreichung von Schilddrüsenstoffen am Ruderschwanz der Anurenlarve auftretenden makroskopischen Veränderungen schildert ROMEIS (1916-1924). Darnach kommt es bei starker Verfütterung von Schilddrüsenstoffen an mittlere und jüngere Kaulquappen zu einer überstürzten Einschmelzung des Ruderschwanzes. Dieser fallen in besonders starkem Masse die Flossensäume anheim, während die Resorption der zentralen Schwanzpartie mit geringerer Intensität erfolgt. Die bald eingehenden Endstadien weisen daher im allgemeinen einen kahlen Muskelstummel auf, „dessen Länge noch die Hälfte oder ein Drittel der ursprünglichen Schwanzlänge beträgt" und deren Spitze durch starke Pigmentierung ausgezeichnet ist. Der obere Teil von Fig. 7 veranschaulicht den Verlauf der durch Thyroxinbehandlung bei älteren Kaulquappen erzwungenen Schwanzstamm-Reduktion, erfasst durch fortlaufende Ausmessung der Schwanzstammlänge (Messtrecke L 4). Die Kurvenpunkte stellen wiederum Mittelwerte von Einzelmessungen dar, die anhand von fünf Individuen gewonnen worden sind. Da die auftretende Streuung der Schwanzstammlänge den Abmessungen der Signatur der Kurvenpunkte entspricht (mittlere Streuung $s = \pm 3\%$ des Mittelwertes), wurde auf ihre Eintragung in das Kurvenbild verzichtet. Bei den

Versuchstieren, die unter dem Einfluss des Thyroxins stehen, nimmt die Schwanzstammlänge nach Behandlungsbeginn noch etwas zu, um nach Ablauf des zweiten Versuchstages ihren Maximalwert X_{max} zu erreichen. Der nunmehr einsetzende Abbau äussert sich in einer erst langsam erfolgenden, sich zwischen dem dritten und vierten Versuchstag aber zusehends verstärkenden Reduktion der Schwanzstammlänge. Am siebten Versuchstag haben sich die Versuchstiere zu lebensfähigen Jungfröschchen mit kurzem Schwanzstummel umgewandelt. Da die Larven eine stetige Nahrungszufuhr erhielten und weil ferner ihre autochthone Schilddrüsenaktivität in hinreichendem Masse gehemmt wurde, nimmt die Schwanzstammlänge bei den Kontrolltieren während der gesamten Versuchsdauer kontinuierlich zu. Aus dem eben beschriebenen Verhalten älterer Kaulquappen geht hervor, dass der für die Normalmetamorphose charakteristische sigmoide Kurvenverlauf der Schwanzstamm-Reduktion (siehe Fig. 7, unterer Teil der Darstellung) in der Thyroxinmetamorphose eingehalten wird. Gelangen hingegen jüngere Kaulquappen zur Thyroxinbehandlung, so wird der Reaktionsablauf in der Regel durch das vorzeitige Eingehen der Versuchstiere bereits bei einer Schwanzstamm-Reduktion von 50—60% abgebrochen, sodass der sigmoide Kurvenverlauf nicht zur Geltung kommen kann.

Der Flossensaum-Abbau kann durch fortlaufende Ausmessung der Flossensaumhöhe in einem definierten Abstand *d* auf der Schwanzlängsachse (Messtrecken L 5 und L 6) biometrisch erfasst werden. Der obere Teil von Fig. 8 zeigt den Verlauf der Reduktion des ventralen Flossensaumes bei Individuen, die im Jungkaulquappen-Stadium unter den dauernden Einfluss des Thyroxins gelangt sind. Bei der Betrachtung der Darstellung fällt zunächst auf, dass die Streuung der Flossensaumhöhe bedeutend grösser als diejenige der Extremitäten- und Schwanzstammlänge ist; sie schwankt hier zwischen 8 und 9% des Mittelwertes. Wir können ferner feststellen, dass die durch das Thyroxin verursachte Flossensaum-Reduktion erst ungefähr 40 Stunden nach Behandlungsbeginn deutlich erkennbar einsetzt. Im Gegensatz zum Normalgeschehen (siehe unterer Teil von Fig. 8) zeigt der Kurvenverlauf der Flossensaum-Reduktion sigmoide Gestalt. Bei der Betrachtung der Darstellung fällt ferner auf, dass die Flossensaumhöhe auch bei den Kontrolltieren eine kontinuierlich erfolgende Verminderung

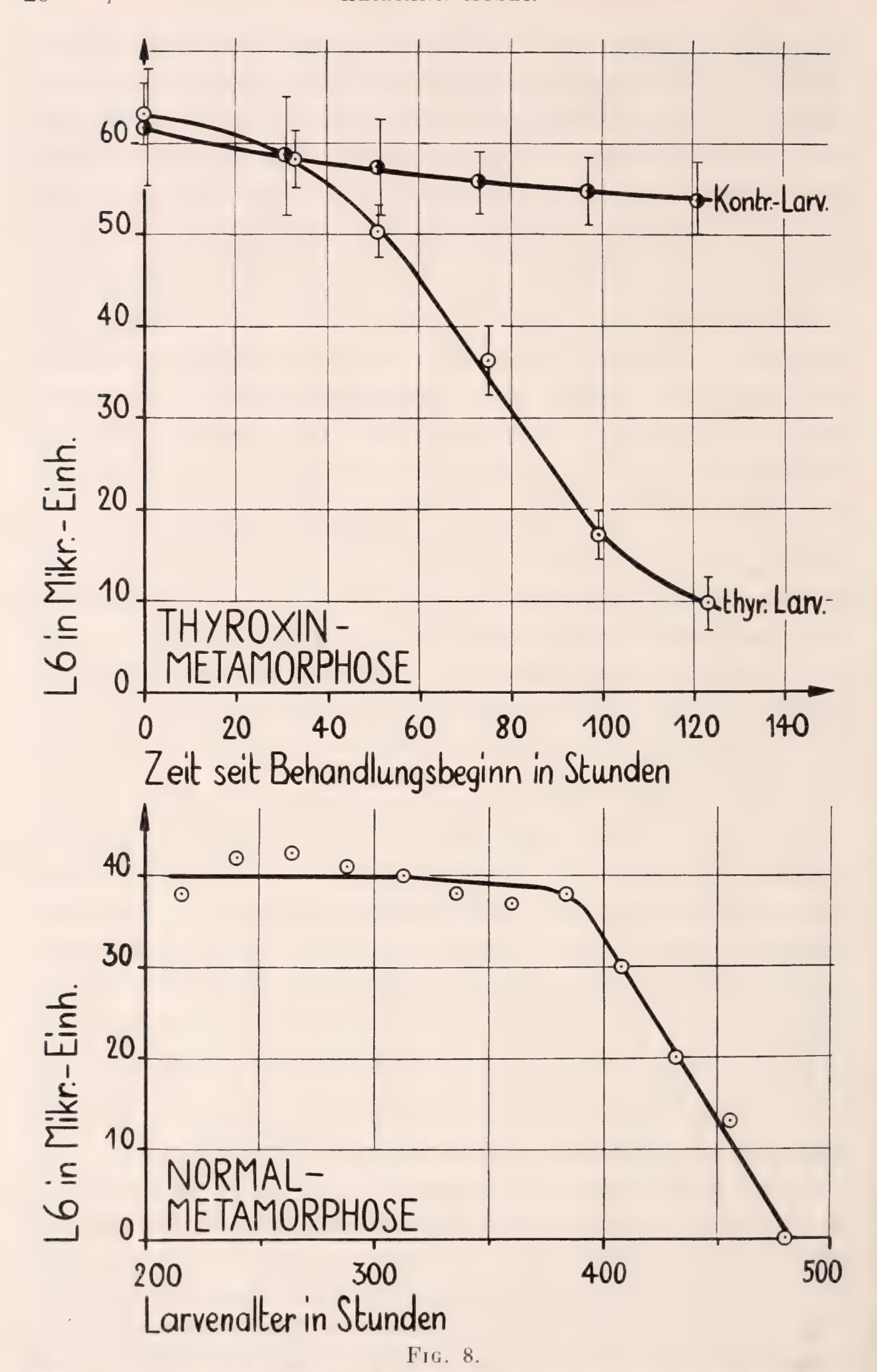


FIG. 8.

Rana temporaria. Reduktion des ventralen Flossensaumes während der Thyroxin- und Normalmetamorphose (L 6 = Ventrale Flossensaumhöhe im Abstand d = 1,65 mm auf der Schwanzlängsaxe).

erfährt. Wie aus Parallelversuchen mit gleichaltrigen Larven, die eine stetige Nahrungszufuhr während des Versuches erhielten, hervorgeht, muss diese Reduktion auf den Einfluss der Inanition zurückgeführt werden, dem die Larven in dem Fig. 8 zugrundeliegenden Thyroxin-Versuch unterworfen waren. Wir ersehen hieraus, dass bei der Durchführung von Thyroxin-Hungerversuchen mit dem Auftreten von Hungerwirkungen zu rechnen ist, die bei ihrer Nichtberücksichtigung die Ermittlung des Thyroxineffektes bedeutend verfälschen würden.

Das Verhalten der Mundteile. Die Mundbewaffnung der typischen Anurenlarve gliedert sich in die beiden Hornkiefer und das diese allseitig umrahmende Vestibulum oris. Der Boden des Vestibulums (Unterlippe) wird distal durch einen Papillenkranz (Lippensaum) begrenzt. Dieser erstreckt sich bei Kaulquappen von *Rana temporaria* bis über die Mundwinkel hinaus, fehlt aber der Oberlippe. Auf Ober-und Unterlippe verlaufen in jeweils charakteristischer Zahl und Anordnung quergestellte Wülste, die sog. Kammplatten oder „lames pectinées“ der belgischen Autoren, in die Hornzähnchen (Lippenzähnchen) eingesenkt sind. Die Ränder des Ober- und Unterkiefers (Hornschnabel) tragen eine massive Hornschicht mit nebeneinander angeordneten Hornzähnchen, die, aus dem Epithelwulst hervorragend, dem Schnabel die Gestalt einer Säge verleihen.

Die makroskopischen Veränderungen, die die Hornkiefer während der Metamorphose erfahren, bestehen einerseits in der Abstossung der Hornschichten und Hornzähnchen, andererseits in der nachfolgenden Rückbildung der Kieferränder. Der Abbau der Unterlippe erfolgt in verschiedenen Etappen. Ungefähr gleichzeitig mit der Abstossung der Lippenzähnchen beginnt der Lippensaum zu schwinden. Daran anschliessend erfolgt die Einschmelzung der Kammplatten und der Unterlippenbasis. Dabei fällt auf, dass sich die mediane Partie der Unterlippe stets rascher zurückbildet als die lateralen Unterlippenbereiche (Existenz eines mediolateralen Resorptionsgradienten). Quantitativ wurde der Unterlippen-Abbau durch die fortschreitende Ausmessung der medianen und der lateralen Unterlippendistanz (Messgrössen L 8 und L 9) zu erfassen versucht.

Das Verhalten des Operkulums. Eine eingehendere Betrachtung erfordert das Phänomen der Operkelperfo-

ration. Wir verzichten dabei auf die Diskussion der zahlreichen Untersuchungen, die sich mit dem Auslösungsmechanismus dieses Prozesses befassen und beschränken uns hier auf die Beschreibung des für thyroxinbehandelte Frühstadien charakteristischen Reaktionsablaufs.

Während der frühlarvalen Anurenentwicklung werden die inneren Kiemen von einer Hautduplikatur, der Operkularfalte, überwachsen, die schliesslich mit der Rumpfhaut verschmilzt. Gleichzeitig bildet sich bei *Rana*-Larven auf der linksseitigen Verwachsungstelle der Operkularfalte ein Atemporus (Spirakulum) aus, der den Austritt des vom Mund her in den Peribranchialraum gelangenden Atemwassers ermöglicht. Unter den beiden Operkeln entwickeln sich die Vorderextremitäten. Um während der Metamorphose ins Freie gelangen zu können, müssen diese die Körperdecke „durchbrechen". Dieser Prozess wird in der Literatur als Operkelperforation bezeichnet. Die klassischen Versuche von Braus (1906) zeigen, dass die Perforation der Operkeln im Normalgeschehen nicht durch Druckwirkung der Vorderextremität, sondern durch die Histolyse des Operkulums zustandekommt.

Die Einschmelzung der Operkel kann durch Thyroxinbehandlung vorzeitig ausgelöst werden (Romeis, 1923); sie scheint im Gegensatz zur Auffassung von Helff und Mitarbeitern unabhängig vom Abbau der inneren Kiemen zu verlaufen (Alphonse und Baumann, 1935). Die Geschwindigkeit, mit der die Resorption der Operkel einsetzt und abläuft, hängt in spezifischer Weise von der Thyroxindosierung ab. Die Einschmelzung erfolgt ähnlich wie in der Normalmetamorphose, doch stets mit grösserer Intensität als im Normalgeschehen (Alphonse und Baumann, 1935). In Fig. 9 gelangen die charakteristischen Veränderungen, die das linke Operkulum während der Thyroxinmetamorphose jüngerer Kaulquappen erfährt, zur Darstellung. Stadium I zeigt den Ausgangszustand, der durch das Vorhandensein eines intakten Spirakulums gekennzeichnet ist. Unter dem direkten oder wahrscheinlicher indirekten Einfluss des Thyroxins erfolgt zunächst die Resorption des Ausatemschlauches. Die Konturen desselben verschwinden mit zunehmender Versuchszeit immer mehr und seine Ausmündungsöffnung verengert sich zusehends. Im Stadium II hat die Operkularöffnung eine so starke Verringerung erfahren, dass sie nur noch mit stärkerer Vergrösserung zu erkennen ist. An einzelnen Individuen

kann ein vollkommener Verschluss der Operkularöffnung beobachtet werden. Nach Erreichen dieses Stadiums setzt im Bereich des stark verengerten Atemloches die eigentliche Histolyse des Operkulums

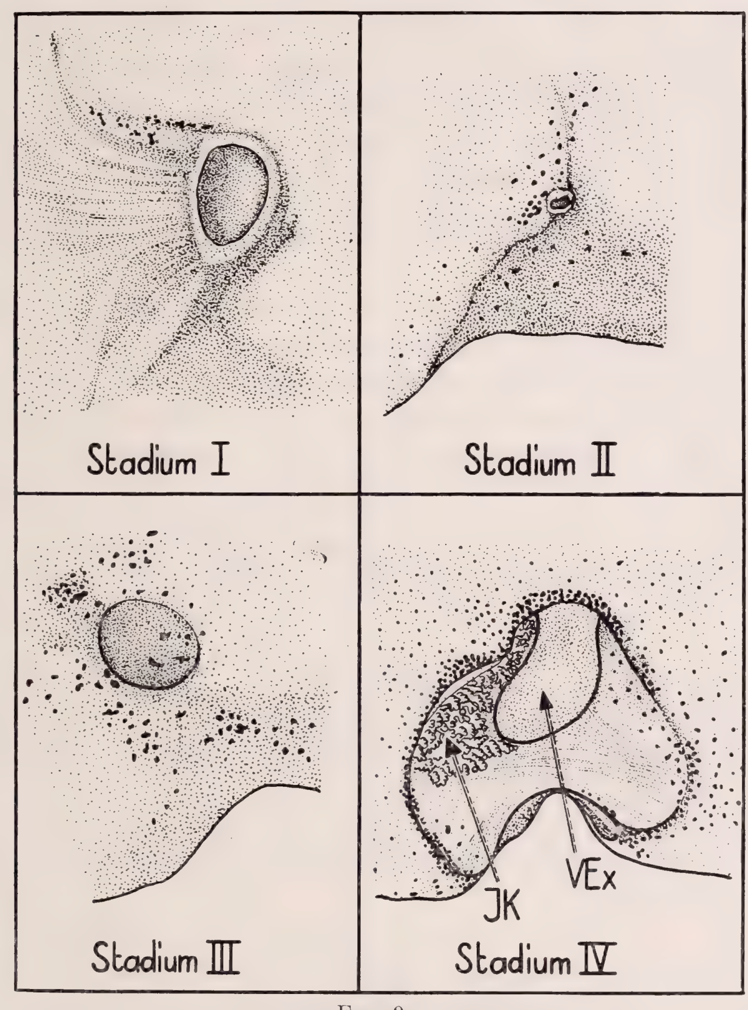


FIG. 9.

Die charakteristischen Veränderungen des linken Operkulums während der Thyroxinmetamorphose jüngerer Kaulquappen von *Rana temporaria* (JK = innere Kiemen; VEx = Vorderextremität).

ein. In der Regel etwas später beginnt sich dieser Prozess an der entsprechenden Stelle auf der rechten Körperseite abzuzeichnen. Es entsteht in der Folge ein kreisrundes bis ovales Resorptionsloch

(Stadium III). Von diesem Zeitpunkt an beginnt der Einschmelzungsprozess bei höherer Thyroxindosierung mit stärkerer Intensität zu verlaufen und erfasst immer grössere Bereiche des Operkulums. Das nunmehr entstandene, stark geweitete Resorptionsloch legt die noch unterentwickelten Vorderextremitäten und die im allgemeinen noch bis an die Spitzen durchbluteten inneren Kiemen frei (Stadium IV). Der Rahmen des Operkularfensters zeigt, ähnlich wie die Spitze des in diesem Metamorphose-Stadium in intensivem Abbau begriffenen Schwanzstammes, eine starke Pigmentierung. Bald nach Erreichen dieses Stadiums gehen die hochgradig thyreotischen Versuchstiere an den erlittenen Entwicklungsstörungen ein.

Bei jungen Kaulquappen lässt sich die Reaktion des linken Operkulums durch die fortlaufende Ausmessung des maximalen Durchmessers der Operkularöffnung (Messtrecke L 7) quantitativ erfassen. Fig. 10 zeigt den Verlauf der Mittelwertkurve, die anhand von fünf Individuen, die im Stadium der Jungkaulquappe unter den dauernden Einfluss des Thyroxins gelangten, gewonnen wurde. Mit der schon kurze Zeit nach Behandlungsbeginn bei den Versuchstieren einsetzenden Reduktion des Spirakulums erfährt die Messtrecke L 7 eine kontinuierliche Verminderung, um nach ungefähr 60 Stunden einen Minimalwert X_{min} zu erreichen. Mit der nunmehr einsetzenden Histolyse des Operkulums beginnt der Durchmesser der Operkularöffnung rasch anzuwachsen, wobei die Streuung der individuellen Messwerte beträchtlich zunimmt. Obschon die Larven während des Versuches keine Nahrungszufuhr erhielten, erleidet die Struktur des Spirakulums bei den Kontrolltieren keine Veränderungen, sodass der Durchmesser der Operkularöffnung während der gesamten Versuchsdauer ein nahezu konstanter bleibt.

Das Verhalten der Kopf-Rumpfpartie. Im Zusammenhang mit dem allgemeinen Metamorphosegeschehen erfährt die Kopf-Rumpfpartie der Anurenlarve eine deutliche Verminderung ihrer linearen Abmessung (Messtrecke L 2). Diese ist zu einem Teil auf den allgemeinen Wasserverlust, den die unter dem Einfluss des Thyroxins stehenden Gewebe erfahren, zum andern Teil auf die Veränderungen der Struktur der inneren Organe zurückzuführen. Gelangt die Thyroxin-Aussenkonzentration 10 γ-% zur Dauereinwirkung auf jüngere, mittlere und ältere Kaulquappen,

so beträgt die Längenreduktion der Kopf-Rumpfpartie beim Eingehen der Versuchstiere ca. 16—19%. In der Normalmetamorphose von *Rana temporaria* beobachten wir eine Reduktion von ungefähr 18%.

2. *Die Ermittlung der Reaktionscharakteristiken*

Im Kaulquappen-Versuch lässt sich der morphogenetische Thyroxineffekt quantitativ als eine Wachstumsförderung vom Betrag w (Testreaktionen der Körperbereiche mit adulter Potenz) oder als eine Reduktion vom Betrage r (Testreaktionen der transitorischen Körperteile und der Kopf-Rumpfpartie) ausdrücken. Tragen wir den relativen Thyroxineffekt E als Funktion der Versuchszeit t in einem rechtwinkligen Koordinatensystem auf, so erhalten wir einen Kurvenverlauf, den wir als Reaktionscharakteristik [$E = f(t)$] definieren. Entsprechend den verschiedenen Reaktionen auf den Thyroxinreiz unterscheiden wir zwischen Wachstums- und Reduktionscharakteristik. Unsere Aufgabe besteht nun darin, den morphogenetischen Thyroxineffekt aus dem Verlauf der Mittelwertkurven, die wir durch fortlaufende Ausmessung der verschiedenen Metamorphose-Grössen erhalten, zu bestimmen.

a) Der morphogenetische Thyroxineffekt an den Hinterextremitäten. Die zur Erfassung der Hinterextremitäten-Reaktion (Wachstumsbeschleunigung) verwendete Messgrösse L3 nimmt entsprechend dem fortschreitenden Längenwachstum der Hinterextremitätenanlage zu. Bedeutet X_T ihr Betrag zur Zeit t bei den Larven, die unter dem Einfluss des Thyroxins stehen, X_K ihr Betrag zur selben Zeit bei den Kontrolltieren, so beträgt die durch die Thyroxinbehandlung verursachte relative Wachstumsförderung im Zeitpunkt t:

$$w = \frac{X_T - X_K}{X_K} \tag{1}$$

Die Grösse w gibt für eine bestimmte Versuchszeit die Differenz zwischen der Hinterextremitätenlänge der thyroxinbehandelten Individuen und derjenigen der Kontrolltiere, relativ zur Hinterextremitätenlänge der Kontrolltiere, an. Für $X_T = X_K$, d.h. für jenen Spezialfall, in dem die Hinterextremitäten der thyroxinbehandelten Larven gleich rasch gewachsen sind wie diejenigen der Kontrolltiere (unterschwellige Thyroxinbehandlung) folgt mit Gl. (1) für die relative Wachstumsförderung der richtige Betrag $w = 0$.

Die nach Gl. (1) erfolgende Berechnung der Wachstumsförderung ergibt auch in jenen Fällen, in denen die Extremitätenanlagen der Kontrolltiere überhaupt kein Wachstum zeigen (Thyroxin-Hungerversuch unter bestimmten Ausgangsbedingungen), oder auch dann, wenn die Hinterextremitätenknospen erst im Verlauf der Versuche messbar

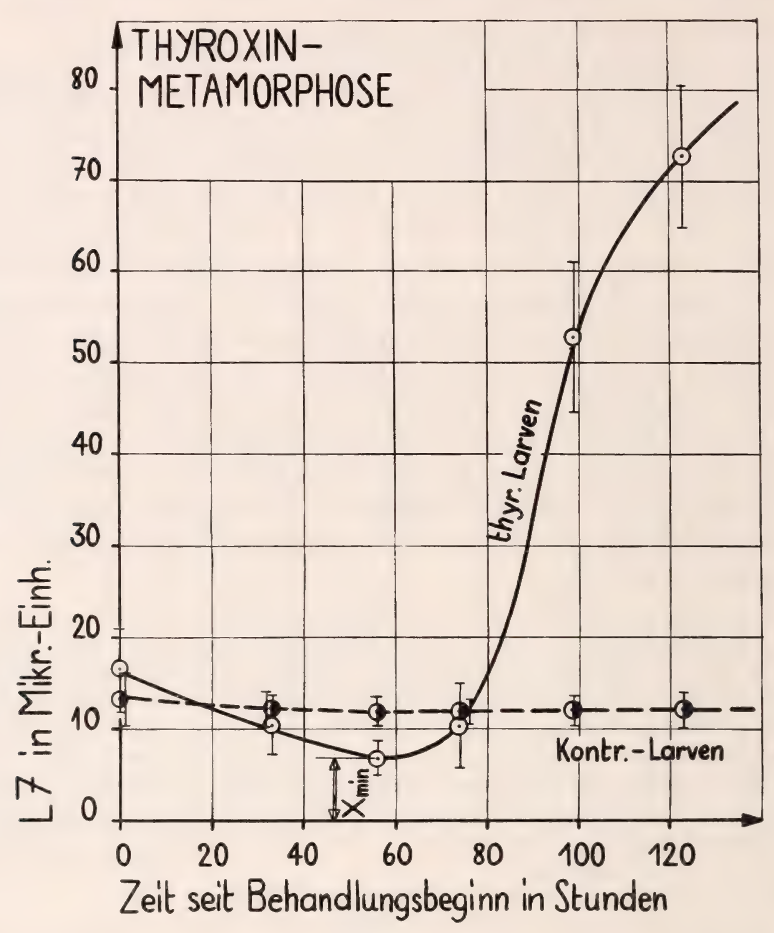


Fig. 10.

Biometrische Analyse der Veränderungen der Operkularöffnung während der Thyroxinmetamorphose jüngerer Kaulquappen von *Rana temporaria* (L 7 = max. Durchmesser der Operkularöffnung).

werden (Thyroxineinwirkung auf Embryonen und auf Junglarven), stets endliche Werte. Diese Methode beruht aber auf der Voraussetzung, dass bei Versuchsbeginn ($t = 0$) X_T und X_K miteinander identisch sind oder zumindest nur in geringfügigem Masse voneinander abweichen

(Voraussetzung der statistischen Einheitlichkeit des Versuchs-Ausgangsmaterials). In jenen Fällen, in denen X_T (0) zufällig in grösserem Masse von X_K (0) abweicht, wird der Blindwert X_K (t) auf identische Ausgangsbedingungen [$X_T (0) = X_K (0)$] reduziert.

b) Der morphogenetische Thyroxineffekt am Schwanzstamm, Flossensaum, an der Unterlippe und an der Kopf-Rumpfpartie. Entsprechend dem in den Fig. 7 und 8 dargestellten Verlauf der Mittelwertkurven vermindern sich die linearen Metamorphose-Grössen X = L2, L4, L5, L6, L8, und X = L9 jeweils nach Ueberschreiten eines Maximalwertes entsprechend der mit fortschreitender Versuchszeit zunehmenden Resorption des Schwanzstammes, des Flossensaumes und der Unterlippe, sowie mit der fortschreitenden Längenreduktion der Kopf-Rumpfpartie. Ist die lineare Metamorphose-Grösse X bei den Larven, die unter dem Einfluss des Thyroxins stehen, nach Ueberschreiten ihres Maximalwertes $X_{T, max}$ im Zeitpunkt t auf den Betrag X_T gesunken, dann beträgt die relative Längenreduktion im Zeitpunkt t bei den Versuchstieren

$$r_T = \frac{X_{T, max} - X_T}{X_{T, max}} \tag{2}$$

Die Grösse r_T drückt die Differenz aus zwischen der linearen Abmessung des transitorischen Organs der behandelten Larven im Zeitpunkt t und seiner maximalen Abmessung, die es im Verlaufe des Thyroxinversuches erreicht hat, relativ zur Maximallänge.

Vermindert sich X_T nach Erreichen des Maximalwertes mit zunehmender Versuchszeit nicht, d. h., setzt die Testreaktion nicht ein [$X_T = X_{T, max}$], so folgt mit Gl. (2) der richtige Wert $r_T = 0$. Ist die lineare Abmessung des reagierenden Körperteils nach Ueberschreiten ihres Maximalwertes im Zeitpunkt t auf $X_T = 0$ gesunken (vollkommener Abbau des transitorischen Organs), dann ergibt sich mit Gl. (2) ebenfalls der richtige Wert $r_T = 1$.

Unter gewissen Versuchsbedingungen erfahren die linearen Organabmessungen X = L2, L4, L5, L6, L8, L9 auch im Blindversuch eine geringfügige Reduktion (Beispiel siehe Fig. 8). Dieser sich an den Kontrolltieren manifestierende Blindwert r_K [ermittelt entsprechend Gl. (2) für X_K und $X_{K, max}$] muss natürlich bei der Bestimmung des relativen Thyroxineffektes berücksichtigt werden. Die im Zeitpunkt t durch das Thyroxin verursachte relative Längenreduktion beträgt somit unter allgemeinen Bedingungen

$$r = \frac{X_{T, max} - X_T}{X_{T, max}} - \frac{X_{K, max} - X_K}{X_{K, max}} \tag{3}$$

Ein Reduktions-Blindwert kann dann auftreten, wenn die Larven während des Thyroxinversuches keine Nahrungszufuhr erhalten (Thyroxin-Hungerversuch). Er stellt in diesem Falle eine reine Hungerwirkung dar. Erfahrungsgemäss zeigt sich, dass vor allem der Flossensaum eine besonders hohe Empfindlichkeit gegenüber dem Einfluss der Inanition aufweist, während Schwanzstamm, Unterlippe und Kopf-

Rumpfpartie in viel geringerem Masse durch den Hunger angegriffen werden. Verwenden wir im Thyroxin-Hungerversuch Larven, die sich bei Behandlungsbeginn in gut genährtem Zustand befinden, so sind die bei kürzeren Versuchszeiten (100 bis 200 Stunden bei 21° C) am Schwanzstamm, an der Unterlippe und an der Kopf-Rumpfpartie auftretenden Hungereffekte in der Regel so geringfügige, dass sie bei der Bestimmung des Thyroxineffektes vernachlässigt werden dürfen.

c) Der morphogenetische Thyroxineffekt am linken Operkulum. Entsprechend dem in Fig. 10 dargestellten Verlauf der Mittelwertkurve nimmt der Durchmesser der Operkularöffnung X = L 7 bei den Versuchstieren nach Ueberschreiten eines Minimalwertes mit der nunmehr einsetzenden Einschmelzung des Operkulums kontinuierlich zu. Der Durchmesser sei im Zeitpunkt *t* auf den Wert X_T angewachsen. Da im Blindversuch unter keinen Umständen eine Einschmelzung des Operkulums erfolgt — auch bei Hungerversuchen nicht —, definieren wir den Thyroxineffekt an der Operkularmembran durch die Verhältniszahl

$$q = \frac{X_T}{X_{T,\ min}} \tag{4}$$

Die Zahl *q* gibt an, wieviel mal so gross im Zeitpunkt *t* der Durchmesser der Operkularöffnung als sein Minimalwert geworden ist.

3. *Die Definition der Reaktionskriterien und die Bestimmung der regionalen Latenzzeit*

Den Zeitpunkt, in dem sich die Metamorphose-Reaktion (Testreaktionen der Thyroxinwirkung) an einem bestimmten Körperbereich deutlich erkennbar abzuzeichnen beginnt, bezeichnen wir inskünftig als regionalen Metamorphose-Start, die Zeit, die zwischen dem Beginn der Thyroxinbehandlung und dem regionalen Metamorphose-Start verstreicht, als regionale Latenzzeit.

Erfahrungsgemäss erweist sich der regionale Metamorphose-Start in keinem Falle als ein zeitlich scharf determinierter (siehe Fig. 6, 7, 8, 10). Die Bestimmung der regionalen Latenzzeit erfordert daher die Festlegung eindeutiger Reaktionskriterien. Unseres Wissens nach bedienten sich bisher sämtliche Autoren bei der Ermittlung der Latenzzeiten ausschliesslich rein qualitativ definierter Reaktionskriterien, wie z. B. bei Etkin (1935): „beginning of anal canal piece reduction", „lips markedly reduced", „first evidence of gross tail fin resorption" etc. Eine derartige Fest-

legung des regionalen Metamorphose-Starts hat den Nachteil, dass die Ermittlung der Latenzzeiten von der persönlichen Einstellung des Beobachters abhängig ist, wodurch natürlich gröbere Täuschungen nicht ausgeschlossen bleiben. Aus diesem Grunde verwendete ich in dieser Untersuchung soweit als möglich quantitativ definierte Reaktionskriterien.

Ich definiere die Reaktionskriterien durch eine minimale Wachstumsförderung w_R resp. durch eine minimale Reduktion r_R Dieser den regionalen Metamorphose-Start markierende minimale Thyroxineffekt E_R muss verschiedenen Bedingungen genügen, die einerseits durch das Ausmass der auftretenden Streuungen des Thyroxineffektes, andererseits durch den Reaktionsablauf selbst bestimmt werden. Sein Betrag muss einerseits so gross gewählt werden, dass er statistisch gesichert, d. h. signifikant different von $E = 0$ ist, andererseits aber möglichst klein gewählt werden, sodass er einem Zeitpunkt entspricht, in dem die Metamorphose-Reaktion noch nicht wesentlich fortgeschritten ist. Verwenden wir zur Ermittlung des Thyroxineffektes Mittelwertkurven, die wir durch fortlaufende Ausmessung derselben fünf Individuen erhalten, und verwenden wir zur Bestimmung der statistischen Sicherung die gebräuchlichen Sicherheitsschwellen $P = 0{,}01$ und $P = 0{,}05$ (siehe Linder, 1945), dann müssen die als Reaktionskriterien dienenden minimalen Thyroxineffekte E_R innerhalb den folgenden Schranken gewählt werden:

1. Dorsaler und ventraler Flossensaum:
   Thyroxinbedingte Reduktion der Flossensaumhöhe (L 5 und L 6) in einem definierten Abstand *d* auf der Schwanzlängsachse . . $0{,}15 \leq r_R \leq 0{,}25$
2. Mediane und laterale Partie der Unterlippe:
   Thyroxinbedingte Reduktion der medianen und lateralen Unterlippendistanz (L 8 und L 9) . . . . $0{,}15 \leq r_R \leq 0{,}25$
3. Zentrale Schwanzpartie:
   Thyroxinbedingte Reduktion der Schwanzstammlänge (L 4) . . . . $0{,}07 \leq r_R \leq 0{,}14$

4. K o p f - R u m p f p a r t i e :
Thyroxinbedingte Reduktion der Kopf-Rumpflänge (L 2) . . . . $0{,}08 \leq r_R \leq 0{,}12$
5. L i n k e s O p e r k u l u m :
Thyroxinbedingte Operkular-Reduktion, ermittelt anhand der Messtrecke L 7 . . . . $2 \leq q_R \leq 3$
6. H i n t e r e x t r e m i t ä t e n a n l a g e n :
Thyroxinbedingte Wachstumsförderung, ermittelt anhand der Messtrecke L 3 . . . . $0{,}3 \leq w_R \leq 0{,}6$

Die jeweils gewählten Reaktionskriterien werden bei der Besprechung der verschiedenen Versuche angeführt. Bei vergleichenden Untersuchungen fanden stets dieselben Reaktionskriterien Verwendung.

Die Bestimmung der Latenzzeit mit Hilfe quantitativer Reaktionskriterien kann keine absolut befriedigende sein, insofern nämlich, als eben durch sie ein Zeitpunkt erfasst wird, in dem die Testreaktion bereits minimal in Gang gekommen ist. Die objektive Bestimmungsmethode verunmöglicht aber grobe Täuschungen und liefert, da der jeweils begangene Fehler bei Verwendung derselben Reaktionskriterien stets derselbe ist, jedenfalls absolut vergleichbare Ergebnisse.

Zur praktischen Bestimmung der regionalen Latenzzeit wird die Wachstumsförderung w resp. die Reduktion r und die Verhältniszahl q nach den auf S. 31, 33, 34 angegebenen Formeln (1) bis (4) anhand des empirischen Zahlenmaterials berechnet und in Abhängigkeit von der „Zeit seit Behandlungsbeginn" (t) auf der Ordinatenachse eines rechtwinkligen Koordinatensystems aufgetragen (Reaktionscharakteristik). Die Verbindung der einzelnen Punkte erfolgt in der Regel durch Linienzüge, beim Auftreten grösserer Streuungen durch Anlegen einer Approximationskurve. Im Ordinatenabstand, der den jeweils verwendeten Reaktionskriterien w_R, r_R und q_R entspricht, wird parallel zur Zeitachse eine Horizontale gezogen. Die regionale Latenzzeit ist dann gleich dem Abszissenwert des Schnittpunktes, den die Horizontale mit der Reaktionscharakteristik bildet.

Die Testreaktion des Hornkiefers musste mit Hilfe der qualitativ definierten Reaktionskriterien „thyroxinbedingte Defekte an der Kieferbehornung" und „Kieferbehornung bei allen Individuen vollkommen abgestossen" erfasst werden.

4. *Die Induktion der Metamorphose-Teilprozesse*

Aus dem Verhalten thyroidektomierter Kaulquappen muss geschlossen werden, dass die Mehrzahl der Abbau-, Neuentwicklungs- und Umgestaltungsprozesse in der Anurenmetamorphose unter dem

Einfluss des Schilddrüsenhormons zustandekommt. Es erhebt sich nun die Frage, auf welche Weise das Thyroidhormon oder eines seiner metamorphose-wirksamen Spaltprodukte (Thyroxin, Dijodtyrosin) in das larvale Entwicklungsgeschehen eingreift und die verschiedenen Körperbereiche der Anurenlarve zur Metamorphose-Reaktion veranlasst (Induktionsmechanismus der Anurenmetamorphose).

Zunächst ergibt sich, dass das Schilddrüsenhormon seine morphogenetischen Wirkungen nicht auf dem Umweg über das zentrale Nervensystem ausübt. Verschiedene Transplantationsversuche an Amphibienlarven machen einen peripheren Angriffspunkt des Schilddrüsenhormons wahrscheinlich. Den exakten Beweis hierfür liefern Versuche, in denen Teile des Zentralnervensystems vor Beginn der Metamorphose durch operativen Eingriff ausgeschaltet wurden. So bleibt die Metamorphose-Reaktion an jenen Organen nicht aus, die durch frühzeitige Rückenmarksentfernung vom zentralen Nervensystem isoliert worden sind (Cotronei, 1927).

Die Tatsache, dass die Umwandlung durch peripheren Angriff des Thyroidhormons eingeleitet und gesteuert wird, schliesst nicht aus, dass die Reaktionen gewisser Körperpartien durch indirekte Schilddrüsenwirkungen verursacht werden. In gewissen Fällen scheint es, als ob zwischen der initialen Wirkung des Schilddrüsenfaktors und dem Zustandekommen bestimmter Abbau-, Neuentwicklungs- oder Umgestaltungsprozesse eine Reihe von miteinander in kausalem Zusammenhange stehenden Metamorphose-Teilprozessen eingeschaltet wäre.

Verschiedene Autoren (Champy, 1922; Romeis, 1923) beobachteten übereinstimmend, dass sich die morphologisch feststellbaren Wirkungen der Schilddrüsenbehandlung primär in einer Steigerung der mitotischen Aktivität in bestimmten Körperregionen manifestieren, und dass sich erst nachträglich Resorptionsprozesse einstellen. Champy (1922) sowie Champy und Radu (1931) deuten diesen Sachverhalt durch die Annahme, dass der Nährstoffverbrauch, der durch das beschleunigte Wachstum der adulten Organe verursacht wird, die Einschmelzung der transitorischen Körperteile zur Folge habe, da der sich in Umkonstruktion befindliche Darm eine aktive Nahrungsaufnahme verhindere. Demgegenüber gelangt Jarisch (1920) auf Grund seiner Fütterungsversuche an Bufo-Larven zur Auffassung, dass die Rückbildungsvorgänge als das

auslösende Moment für die beschleunigte Entwicklung der adulten Organe in Frage kommen.

Existierte ein Zusammenhang zwischen den aufbauenden und den resorptiven Prozessen, so müsste die frühzeitig erfolgende totale Entfernung des Ruderschwanzes — der bekanntlich in der Anurenmetamorphose den grössten Teil des Abbaumaterials liefert — das Wachstum der adulten Organe beeinflussen. Nakamura (1936 *a*) entfernte den Ruderschwanz bei Kaulquappen von *Bufo vulgaris*, nachdem deren Hinterextremitäten eine Länge von 1,5 mm. erreicht hatten. Während Prometamorphose und Metamorphose-Klimax erfolgten nun aber Hinterextremitätenwachstum und -differenzierung bei den schwanzlosen Individuen nahezu gleich rasch wie bei den Kontrolltieren und der Gesamtablauf der Umwandlung wurde in keiner Weise durch den operativen Eingriff beeinträchtigt. Mit Nakamura muss aus diesem Versuchsergebnis geschlossen werden, dass die aufbauenden und resorptiven Prozesse unabhängig voneinander ablaufen, somit also gleichgestellte Teilerscheinungen der Anurenmetamorphose darstellen.

Es muss ferner die Möglichkeit in Betracht gezogen werden, dass von den in Abbau, Neuentwicklung oder in Umgestaltung befindlichen Körperpartien Wirkungen auf benachbarte Körperbereiche ausgeübt werden, die für deren Metamorphose-Reaktion mitbestimmend oder gar allein determinierend sind. So scheinen beispielsweise am Zustandekommen der Operkularperforation neben dem direkten Einfluss des Schilddrüsenhormons nicht nur interne Faktoren des Operkularintegumentes, sondern auch die Sekrete der Hautdrüsen des Peribranchialraumes und der Vorderextremitäten sowie die histolytischen Produkte der in Abbau begriffenen inneren Kiemen beteiligt zu sein (Blacher, Helff, Liosner und Woronzowa, Weber: siehe Zusammenstellung der Ergebnisse bei Needham, 1942); vielleicht sind es aber allein dieunter dem Einfluss des Thyroxins erfolgenden Umwälzungen in der Blutgefässversorgung des Operkulums, die dessen Einschmelzung verursachen (Alphonse und Baumann, 1935). Durch Transplantation der fraglichen Körperteile kann entschieden werden, ob deren Metamorphose-Reaktion unter dem direkten Einfluss des Schilddrüsenhormons induziert wird, oder ob für deren Metamorphose-Reaktion regionale Einflüsse (Nach-

barschaftswirkungen) bestimmend sind. Reagieren die in fremde Körperregionen desselben oder eines anderen artgleichen Individuums verpflanzten Körperteile während der Metamorphose herkunftsgemäss, so muss angenommen werden, dass sie durch hormonale Direktwirkung zur Metamorphose-Reaktion veranlasst werden; reagieren die Transplantate hingegen in Abhängigkeit von ihrer jeweiligen Lage im Gesamtorganismus, so muss angenommen werden, dass sie durch indirekte Einflüsse des Schilddrüsenhormons zur Metamorphose-Reaktion aufgerufen werden. Zahlreiche an Anuren- und Urodelenlarven durchgeführte Versuche zeigen nun, dass die Transplantate unabhängig von ihrer Lage im Gesamtkörper in der ihnen eigenen, herkunftgemässen Weise synchron mit dem Transplantat-Empfänger metamorphosieren. Dieses Verhalten konnte für die Mehrzahl der durch Schilddrüsenstoffe beeinflussbaren Organe und Organteile festgestellt werden: Für die Kiemen der Urodelenlarve von KORNFELD (1914), für den Darm von SEMBRAT (1924), für die Mundteile der Anurenlarve von NAKAMURA (1936 *b*), für die Anlage der Anurenzunge von HELFF (1929), für die Extremitätenanlagen der Anuren von SCHUBERT (1926, 1927), für Muskelfragmente des Kaulquappenschwanzes von HELFF und CLAUSEN (1929), für Hautpartien des Kaulquappenschwanzes von LINDEMAN (1929) und für ganze Anurenschwänze von GEIGY 1937/1941 *b*.

Die besprochenen Versuchsergebnisse führen uns somit zu folgender Auffassung über das Zustandekommen der Metamorphose-Teilprozesse: Diejenigen Organanlagen, Organe und Organteile der Anurenlarve, deren Metamorphose-Verhalten in irgend einer Weise von der Aktivität der Schilddrüse abhängt, werden in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle unabhängig voneinander unter dem direkten Einfluss des diffus im Körper zur Verteilung gelangenden Schilddrüsenhormons zur Reaktion veranlasst. Die spezifische Reaktionsweise dieser Körperbereiche (Abbau, Entwicklungsbeschleunigung oder Umgestaltung) wird durch Faktoren bestimmt, die in diesen selbst innewohnen (bereitschaftsbestimmende Faktoren). In gewissen

Einzelfällen (Operkularperforation) ist es jedoch wahrscheinlich, dass regional sich auswirkende indirekte Einflüsse des Schilddrüsenhormons an der Auslösung der Organreaktionen mitwirken oder eventuell sogar allein für das Zustandekommen der letzteren massgebend sind.

Weitere Einblicke in die Wirkungsweise des Schilddrüsenhormons gewinnen wir durch biometrische und histologische Analyse des regionalen Metamorphoseablaufs bei Larven, die in reaktionsfähigem Zustand einer überschwelligen Thyroxinbehandlung unterzogen wurden.

Fig. 11 veranschaulicht die Induktion des Schwanzstamm-Abbaus bei Larven von *Rana temporaria*, die im Stadium der mittleren Kaulquappe mit in Kerbung begriffenen Hinterextremitäten-Paletten (Gesamtlänge der Larven: L 1 = 29 mm; Hinterextremitätenlänge: L 3 = 1,27 mm) unter den dauernden Einfluss der konstanten Thyroxin-Aussenkonzentration $c_a = 10\ \gamma$-% (= 1 : 10'000'000) gelangten. Dass sich der Schwanzstamm der Versuchs- und Kontrolltiere bei Behandlungsbeginn in reaktionsbereitem Zustande befand, geht daraus hervor, dass dieser Körperteil bereits bei um mehrere Wochen jüngeren Larven in spezifischer Weise auf den Thyroxinreiz anzusprechen vermag.

In dem Fig. 11 zugrundeliegenden Versuch erfolgte die Aufzucht der Larven bei einer Thermostatentemperatur von 22,4° C und bei Vollernährung der Versuchs- und Kontrolltiere mit Brennesselpulver. Um den Einfluss der autochthonen Schilddrüsenaktivität auf die Wirkung des applizierten Thyroxins auszuschalten, wurden Versuchs- und Kontrolltiere vor und während der Thyroxinbehandlung unter den Einfluss der hinreichend schilddrüsenhemmenden Tetramethylthioharstoff-Konzentration 1: 100'000 gebracht. Da im Verlauf des Versuches eine periodische Erneuerung des Thyroxinbades vorgenommen wurde, um den durch die Thyroxinaufnahme bedingten Thyroxinverlust der Aussenlösung fortlaufend zu kompensieren, darf angenommen werden, dass die Thyroxin-Aussenkonzentration ihren Anfangswert c_a (0) = 10 γ-% praktisch während der gesamten Versuchsdauer beibehielt.

Unmittelbar nach Behandlungsbeginn beginnt das Thyroxin in den Körper der Versuchstiere einzudringen. Dabei wirkt die Körper-

oberfläche der Kaulquappen offenbar als semipermeable Membran (ROMEIS, 1923; BREDT, 1933). Die Art und Weise, in der die Thyroxinaufnahme durch die Kaulquappen erfolgt, konnte von mir bis jetzt infolge methodischer Schwierigkeiten noch nicht abgeklärt werden. Theoretisch bestehen hierfür zwei verschiedene Möglichkeiten (siehe HOEBER, 1947): Das in der Badeflüssigkeit enthaltene Thyroxin gelangt entweder durch passive Penetration (Diffusion)

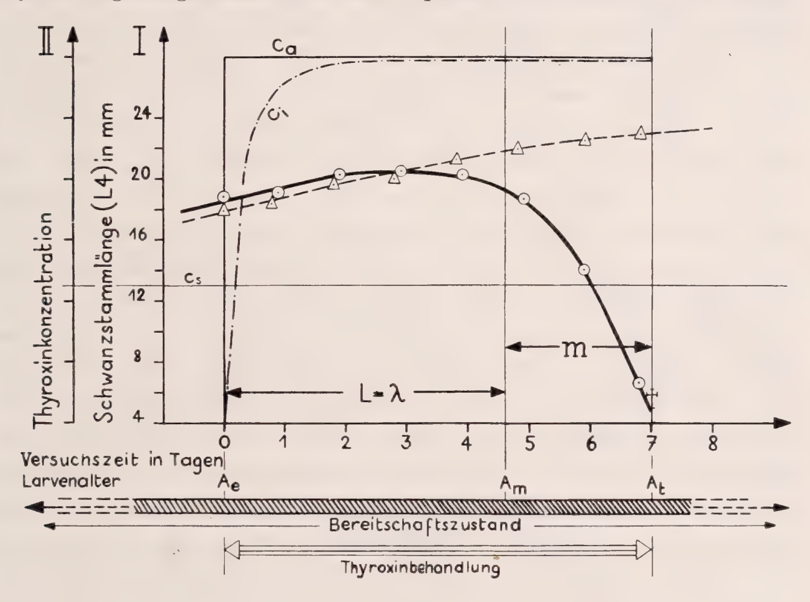


FIG. 11.

Die Auslösung des Schwanzstamm-Abbaus durch Thyroxin-Dauereinwirkung auf reaktionsbereite *Rana*-Larven (Versuchstiere: ⊙; Kontrollen: △).

oder durch aktiven Transport (Resorption) in das Körperinnere. Verbraucht resp. inaktiviert die Froschlarve kein Thyroxin, so würde die Thyroxin-Innenkonzentration c_i im Falle passiver Penetration, dem FICK'schen Diffusionsgesetz gehorchend, zuerst rasch anwachsen, um dann immer langsamer ansteigend einem Grenzwert $c_i(\infty)$ zuzustreben, der theoretisch nach unendlich langer, praktisch aber schon nach einer endlichen Zeitspanne erreicht wird. Je nach der Geschwindigkeit, mit der die Thyroxinaufnahme erfolgt, müsste sich in diesem Falle früher oder später ein Gleichgewicht zwischen Aussen- und Innenlösung einstellen (vergl. E. SUTTER, 1944). Dieser hypothetische Spezialfall gelangt in

Fig. 11 zur Darstellung. Erfolgt hingegen die Absorption des Thyroxins durch resorptive Tätigkeit der Körperzellen, so würde der Badeflüssigkeit dauernd Thyroxin entzogen und es könnte sich kein Permeationsgleichgewicht einstellen.

Die Geschwindigkeit, mit der das Thyroxin durch die Kaulquappe aus der Badeflüssigkeit aufgenommen wird, lässt sich durch kurzfristige Thyroxineinwirkung auf reaktionsbereite Larven abschätzen. Während temporäre Behandlung durch schwache Thyroxin-Aussenkonzentrationen nur an den empfindlichsten Kaulquappen-Organen Metamorphosesymptome zu induzieren vermag (vergl. Etkin, 1935), können durch kurzfristige Einwirkung stärkerer Thyroxinkonzentrationen bei erhöhter Temperatur auch an den thyroxinunempfindlicheren Körperbereichen der Anurenlarve deutliche Metamorphoseanläufe erzielt werden. Um auf diesem Weg die Geschwindigkeit der Thyroxinaufnahme abschätzen zu können, exponierte ich mittlere Kaulquappen von *Rana temporaria* (Stadium der gekerbten Hinterextremitäten-Palette) bei 20° C während 225 min der Thyroxin-Aussenkonzentration $c_a = 50$ γ-% (= 1: 2'000'000). Darnach wurden die Larven sorgfältig mit fliessendem Brunnenwasser abgewaschen, um an der Körperoberfläche anhaftenden Thyroxin wegzuschwemmen, und anschliessend in frischem Brunnenwasser aufgezüchtet. Bereits einige Tage nach Versuchsbeginn begannen sich die ersten sichtbaren Auswirkungen der Thyroxinbehandlung an den Versuchstieren abzuzeichnen (Beschleunigung des Hinterextremitätenwachstums), um sich in der Folge immer deutlicher zu manifestieren. Am 10. Tag hatten sich die thyreotischen Individuen in vierbeinige Stauchfröschchen mit klaffendem Mund und beträchtlich reduziertem Schwanzstamm umgewandelt, während die Kontrolltiere keinerlei Anzeichen einer bevorstehenden Metamorphose zeigten. Dieser Versuch zeigt, dass bei stärkerer Thyroxindosierung während der kurzen Behandlungszeit von 3¾ Stunden bereits soviel Thyroxin von den Kaulquappen aufgenommen worden ist, dass selbst längere Zeit nach Behandlungsbeginn noch eine ausreichende Menge dieses Stoffes im Körperinnern angereichert blieb, um auch an den unempfindlicheren Körperbereichen der Larve deutlich erkennbare morphogenetische Wirkungen entfalten zu können. Wir schliessen aus diesem Versuch, dass die Absorption des Thyroxins durch die Kaulquappe in Bezug auf die Dauer des in-

duzierten Metamorphoseablaufes mit relativ grosser Geschwindigkeit erfolgt.

Auf Grund dieses experimentellen Befundes darf somit angenommen werden, dass das in den Kaulquappenkörper eindringende Thyroxin praktisch unmittelbar nach Behandlungsbeginn in metamorphose-wirksamer Konzentration an den auf den Thyroxinreiz ansprechenden Geweben zur Wirkung gelangt, wenn mittlere bis stärkere Aussenkonzentrationen zur Applikation gelangen. Entsprechend dem in Fig. 11 schematisch dargestellten Verlauf wird die Thyroxin-Innenkonzentration c_i offenbar so rasch ansteigen, dass sie schon kurze Zeit nach Behandlungsbeginn den Betrag der Schwellenkonzentration c_s des Schwanzstammes erreicht und überschreitet.

Obschon anzunehmen ist, dass das Thyroxin bereits kurze Zeit nach Behandlungsbeginn in überschwelliger Konzentration am reaktionsbereiten Schwanzstamm-Material zur Wirkung gelangt, vermag es den Abbau desselben nicht sofort einzuleiten. Wie aus Fig. 11 hervorgeht, zeigt der Schwanzstamm nach Behandlungsbeginn zunächst noch weiterhin synchrones Wachstum bei Versuchs- und Kontrolltieren. Erst nach Ablauf des zweiten Behandlungstages beginnt sich der Einfluss des applizierten Thyroxins makroskopisch erkennbar in einer Hemmung des Längenwachstums dieses Körperteiles zu manifestieren, die schliesslich in fliessendem Übergang, über Wachstumsstillstand, zur intensiv verlaufenden Reduktion der zentralen Schwanzpartie führt (Reaktionskriterium: Schwanzstamm-Reduktion $r_R = 0{,}07$). Ein entsprechendes Verhalten zeigen auch die übrigen auf den Thyroxinreiz ansprechenden Körperbereiche der Anurenlarve. Aus den histologischen Untersuchungen von Bredt (1933) geht ferner hervor, dass sich während den ersten Behandlungstagen auch bei mikroskopischer Betrachtung keine Veränderungen an der Muskulatur und Chorda des Kaulquappenschwanzes nachweisen lassen, die auf den Einfluss des applizierten Thyroxins zurückzuführen sind.

Ich schliesse aus diesem Verhalten mit Bredt, dass es nach Schilddrüseneinwirkung auf Anurenlarven stets erst zu vorbereitenden Umwandlungen in den thyroxinempfindlichen Geweben kommt, bevor sich sichtbare Auswirkungen der Schilddrüsenbehandlung an den letzteren einstellen. Diese vorbereitenden Umwandlungen, die unter dem

direkten Einfluss des Thyroxins in Gang gesetzt und in Abhängigkeit von seiner Dosierung beschleunigt werden, sind offenbar ebenso regionalspezifischer Natur wie die in der Folge eintretenden sichtbaren Auswirkungen der Schilddrüsenbehandlung.

Die Existenz einer Latenzzeit des sichtbaren Thyroxinreiz-Erfolges selbst bei Anurenlarven, die sich schon bei Behandlungsbeginn in reaktionsbereitem Zustande befanden, zwingt somit zur Schlussfolgerung, dass das Thyroxin seine morphogenetischen Wirkungen über verschiedene Zwischenreaktionen und Zwischenprodukte ausübt. Wenn das in den Larvenkörper eingedrungene Thyroxin mit seinen Reaktionsorten, die in den Zellen des reaktionsfähigen Erfolgsorganes lokalisiert sind, in Kontakt tritt, dann setzt es offenbar durch eine uns noch unbekannte Primärwirkung eine Kette von chemischen und physikalisch-chemischen Prozessen in Gang, in deren Verlauf spezifische Stoffe im Erfolgsorgan aufgebaut oder mobilisiert werden, die für dessen Abbau, Entwicklungsbeschleunigung oder Umgestaltung unmittelbar verantwortlich sind.

Aus den histologischen Untersuchungen von Bredt (1933) geht hervor, dass das Thyroxin die autolytische Auflösung der transitorischen Körpersubstanz einleitet und beschleunigt, aber keine Phagozyten mobilisiert. Auch im histologischen Bild des normalen Schwanzstammabbaus lassen sich keine mobilen Zellen beobachten, die den Abtransport der Gewebstrümmer besorgen (Kremer, 1927). Die unsichtbaren Auswirkungen, die das Thyroxin an den reaktionsfähigen transitorischen Geweben zeitigt, bestehen demnach wohl in erster Linie in der Aktivierung oder Bildung jener Fermente, die zum massiven Abbau der Körpersubstanz befähigt sind. Nach Steppuhn und Mitarbeitern (1926) ist im Autolyse-Versuch eine Denaturierung der Proteine durch eintretende Säuerung (Anhäufung von $H^{\cdot\cdot}$ an den Grenzschichten) als Vorbedingung einer ausgiebigen fermentativen Spaltung der Körpersubstanz anzunehmen. Wenn nun in entsprechender Weise die Tätigkeit der proteolytischen Fermente in der Amphibienmetamorphose erfolgte, dann müsste im Verlaufe der Umwandlung in den autolytisch zerfallenden transitorischen Körperbereichen eine Verschiebung der aktuellen Reaktion der Gewebsflüssigkeit in den schwach sauren pH-Bereich hinein stattfinden (Auftreten einer lokalen Azidosis). Aleschin (1926) konnte in der Tat zeigen, dass die Wasserstoff-

jonenzahl der Gewebsflüssigkeit während der Anurenmetamorphose von 7,1 auf 6,1 absinkt. Aus der Untersuchung von HELFF (1932) geht ferner hervor, dass sich der Zustand der Azidosis mit fortschreitendem Metamorphoseablauf über den ganzen Organismus auszubreiten beginnt.

Während die unsichtbaren Auswirkungen der Thyroxinbehandlung in den transitorischen Körperbereichen zu einer Verschiebung des Stoffwechselgleichgewichtes von der Assimilation zur Dissimilation führen, erwirken sie in den Anlagen der adulten Organe keine totale Umstellung des Stoffwechselgeschehens, denn sie führen ja lediglich die Beschleunigung von Prozessen (Entwicklung der Extremitäten- und Zungenanlage) herbei, die an sich schon mit geringer Intensität verlaufen. Die durch eine definierte Thyroxindosis ausgelösten vorbereitenden Umwandlungen werden daher offenbar in den Anlagen der ansprechenden Adultorgane weniger Zeit in Anspruch nehmen als in den thyroxinempfindlichen transitorischen Körperbezirken, mit anderen Worten, die Adultorgane werden rascher mit „Metamorphose" auf einen definierten Thyroxinreiz ansprechen als die transitorischen Bezirke. Da nach NAKAMURA kein kausaler Zusammenhang zwischen aufbauenden und resorptiven Prozessen in der Anurenmetamorphose besteht, würde sich somit in der eben dargelegten Weise erklären lassen, weshalb sich der Einfluss der Thyroxinbehandlung an Kaulquappen stets zuerst an den Anlagen der Adultorgane und erst nachträglich an den transitorischen Körperbezirken sichtbar abzuzeichnen beginnt.

Wenn wir den regionalen Ablauf des Metamorphose-Induktionsvorganges bei Larven, die in reaktionsfähigem Zustand unter den Einfluss überschwelliger Thyroxin-Aussenkonzentrationen gelangen. überblicken, so lassen sich somit stets zwei charakteristische Phasen (siehe Fig. 11) desselben voneinander unterscheiden.

1. Die Vorbereitungsphase (λ), die gleich der Zeitspanne zwischen dem Primärerfolg des Thyroxins und dem regionalen Metamorphose-Start im Zeitpunkt A_m ist.

2. Die Phase der Metamorphose-Reaktion (m), die gleich der Zeitspanne zwischen dem deutlich erkennbaren Einsetzen der Metamorphose-Reaktion und dem natürlichen oder katastrophalen Abbruch des Reaktionsablaufs im Zeitpunkt A_t ist.

Befinden sich die unter den Einfluss des Thyroxins gelangenden Larven bei Behandlungsbeginn in reaktionsbereitem Zustand, so ist die Vorbereitungsphase einer bestimmten Metamorphose-Reaktion praktisch gleich der regionalen Latenzzeit (L), da ja anzunehmen ist, dass das Thyroxin fast unmittelbar nach Behandlungsbeginn an den ansprechenden Geweben zur Wirkung gelangt. Diese Identität zwischen Vorbereitungsphase und regionaler Latenzzeit gilt — wie wir später eingehend darlegen werden — natürlich niemals dann, wenn die Thyroxinbehandlung vor dem Zustandekommen der Reaktionsbereitschaft einsetzt.

5. *Die Konzentrationsabhängigkeit der Thyroxinwirkung und ihre Interpretation.*

Es ist schon seit längerer Zeit bekannt, dass die metamorphose-auslösende Wirkung des Thyroxins in spezifischer Weise von dessen Dosierung abhängt. Der Befund, dass es durch progressiv abgestufte Thyroxindosierung gelingt, selektiv die thyroxinempfindlicheren Körperbereiche der Anurenlarve zur Metamorphose-Reaktion zu veranlassen und Teilmetamorphosen verschiedensten Ausmasses zu erzeugen (Fontès und Aron, 1929; Etkin, 1935) spricht für die Existenz differentieller Reaktionsschwellen („limiti differenziali del minimo efficace" nach Schreiber, 1934; „critical threshold of induction" nach Needham, 1942) der auf den Thyroxinreiz ansprechenden Körperpartien der Kaulquappe. Dabei verstehen wir unter der Reaktionsschwelle diejenige minimale Thyroxindosis (Dosis = Thyroxin-Aussenkonzentration × Behandlungsdauer), die bei definierten Aufzuchtbedingungen gerade noch eine sichtbare Induktionswirkung am Erfolgsorgan zu erzeugen vermag. Die Untersuchungen von Fontès und Aron (1929), von Champy und Radu (1931), sowie diejenigen von Allen (1932), zeigen ferner, dass die Thyroxinwirkung bei Anurenlarven keineswegs dem „Alles oder Nichts-Gesetz" („phénomène du tout ou rien" der französischen Autoren) gehorcht. Der optimale Thyroxineffekt stellt sich nicht unmittelbar nach dem Ueberschreiten der Reaktionsschwelle, sondern erst allmählich mit weiterhin ansteigender Thyroxin-Aussenkonzentration ein. Nach der präzisen Analyse von Etkin (1935) ist die Geschwindigkeit, mit der die verschiedenen Metamorphose-Ereignisse bei thyroidektomierten Kaulquappen

einsetzen, keine lineare Funktion der im Dauerbad verabreichten Thyroxin-Aussenkonzentration. Es ergeben sich stets gekrümmte Wirkungskurven, die man nach CHAMPY und RADU mit denjenigen chemischer Katalysatoren vergleichen kann: „Ce sont là les caractères essentiels des courbes d'action d'un catalyseur sur une réaction chimique à vitesse variable".

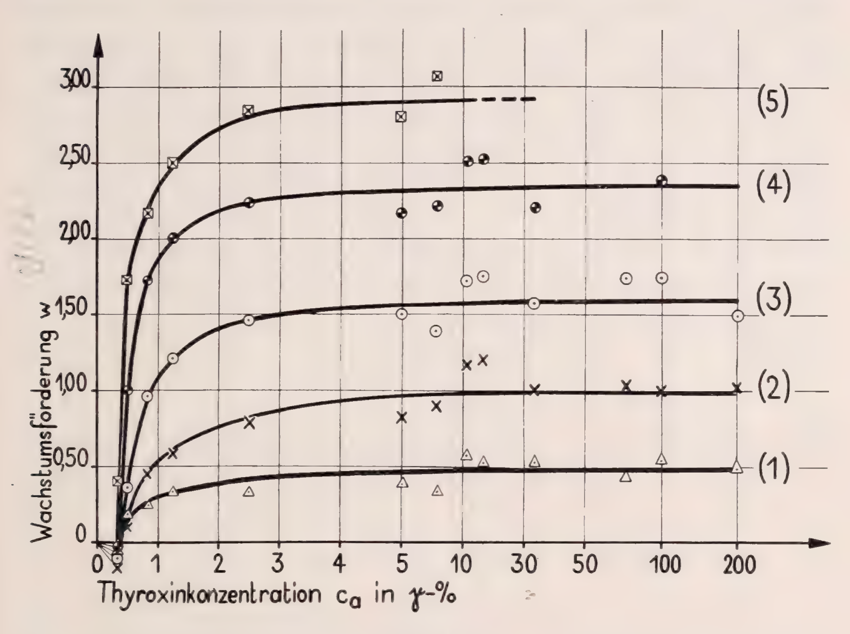


FIG. 12.

Konzentrationsabhängigkeit der Thyroxinwirkung im Kaulquappen-Versuch. Wirkungskurven ermittelt nach 32- (1), 77- (2), 101- (3), 150- (4) und 195- (5) stündiger Behandlung bei 22,5°C.

Zur präzisen Ermittlung der Wirkungskurven untersuchte ich den Einfluss verschiedener Thyroxin-Aussenkonzentrationen auf reaktionsbereite Larven von *Rana temporaria*. Die stets im Dauerbad applizierte Thyroxin-Aussenkonzentration variierte innerhalb der Löslichkeitsgrenze des Thyroxins im Kaulquappen-Versuch (siehe S. 11).

In Fig. 12 gelangt die thyroxinbedingte Wachstumsförderung der Hinterextremitätenanlagen in Abhängigkeit von der Thyroxin-Aussenkonzentration zur Darstellung (Dosis-Effektkurven für verschiedene Behandlungszeiten). Die ersten wachstumsbeschleu-

nigenden Wirkungen des applizierten Thyroxins machen sich nach einer Expositionszeit von 1,3 bis 8 Tagen (22,5° C) zwischen $c_a = 0,33$ und $0,50$ γ-% bemerkbar. Mit weiter anwachsender Thyroxin-Aussenkonzentration nimmt die Wachstumsförderung zunächst rapid zu, um dann immer langsamer ansteigend einem Maximalwert w_{max} zuzustreben. Der Betrag dieses Maximalwertes hängt von der jeweils gewählten Expositionszeit ab. Wie aus Tab. II ersichtlich ist, nimmt die maximale Wachstumsförderung direkt proportional zur Behandlungszeit zu (w_{max}/t = constans). Von der Thyroxin-Aussenkonzentration $c_a = 5$ γ-% (= 1: 20'000'000) an vermag ein weiterer Konzentrationsanstieg praktisch keine weitere Zunahme der Wachstumsförderung mehr zu bewirken. Die maximale Wachstumsförderung bleibt bis zur Erreichung der Löslichkeitsgrenze des Thyroxins, die im Kaulquappen-Versuch bei ungefähr 500 γ-% (in Fig. 12 nicht mehr dargestellt) liegt, erhalten.

TABELLE II.

Abhängigkeit zwischen Behandlungszeit und maximaler Wachstumsförderung der Hinterextremitätenanlage (vergl. Fig. 12).

Behandlungszeit t in Stunden	Maximale Wachstumsförderung w_{max}	Quotient $\frac{w_{max}}{t}$
32	0,50	0,0156
77	1,00	0,0130
101	1,62	0,0160
150	2,38	0,0159
195	3,00	0,0154

Einen den Dosis-Effektkurven entsprechenden Verlauf zeigt die Konzentrationsabhängigkeit der Vorbereitungsphase (siehe Fig. 14).

Der allgemeine Verlauf der Wirkungskurven des Thyroxins ist durch das Fehlen eines Wendepunktes und durch die Einstellung eines konstant bleibenden Grenzwertes gekennzeichnet. Eine Hemmung der Thyroxinwirkung bei massiven Thyroxinkonzentrationen, wie sie von ALLEN (1932) vermutet worden ist (ALLEN'sche Optimumkurve) kann in dem von mir untersuchten Konzentrationsintervall zwischen 0 und 500 γ-% nicht beobachtet werden.

Würde sich diese Hemmung erst bei einer höheren Thyroxin-Aussenkonzentration bemerkbar machen, so wäre sie für uns bedeutungslos, da sich die zu ihrem Nachweis erforderlichen Konzentrationen im Kaulquappen-Versuch als unbeständig erweisen (siehe Abschnitt I).

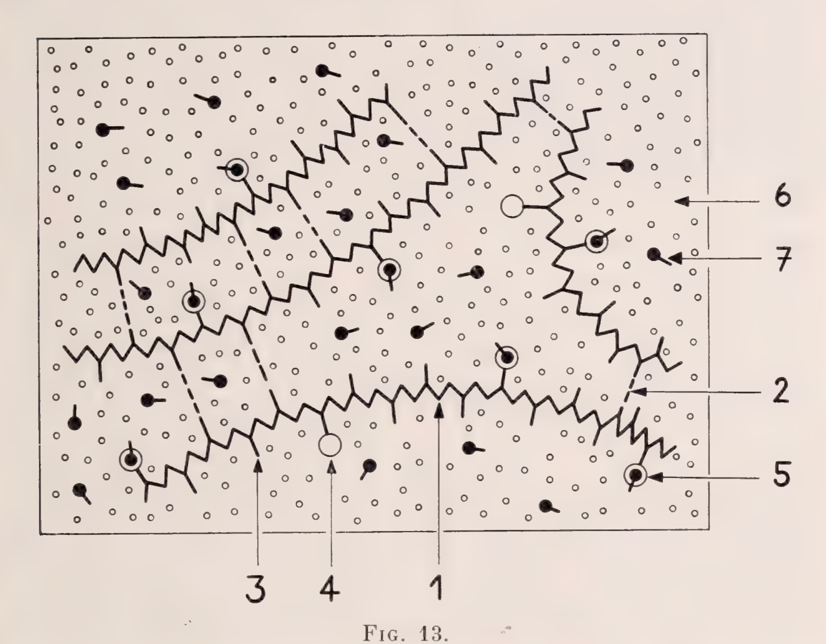


Fig. 13.

Modell der Cytoplasma-Feinstruktur thyroxinbehandelter Anurenlarven. 1 = Polypeptidkette des Proteinfadens; 2 = Brückenverbindung zwischen den Proteinmolekülen; 3 = Seitenast der Polypeptidkette; 4 = unbesetzter Reaktionsort des Thyroxins; 5 = mit Thyroxinmolekül besetzter Reaktionsort, 6 = korpuskulares System des Cytoplasmas (Wasser-Lipoid- und Triglyzeridmolekel); 7 = im korpuskularen System freibewegliches Thyroxinmolekül.

Die Dosis-Effektkurven des Thyroxins lassen sich wie diejenigen des Heteroauxins bei der Pflanze (Sutter, 1944) durch die Annahme deuten, dass der in den Organismus eingedrungene Wirkstoff an seinen im Cytoplasma verankerten Reaktionsorten adsorbiert zur Wirkung gelange (Adsorptionshypothese der Thyroxinwirkung). Mit steigender Thyroxin-Aussen- resp. Thyroxin-Innenkonzentration und damit wachsender Besetzung der Reaktionsorte mit Thyroxinmolekeln nimmt die Wirkung zunächst sehr stark zu. Bei einer bestimmten Thyroxin-Aussenkonzentration

ist die Konzentration der Thyroxin-Innenlösung aber so gross geworden, dass in allen Reaktionsorten Thyroxinmolekel eingelagert sind (Sättigungszustand), sodass ein weiterer Konzentrationsanstieg keine weitere Förderung der Thyroxinwirkung mehr zu erzeugen imstande ist.

Die mathematische Analyse der Wirkungskurven des Thyroxins erfordert eine Vertiefung der Vorstellungen, die wir eben entwickelt haben. In Fig. 13 gelangt ein vereinfachtes Modell der Cytoplasma-Feinstruktur einer Larve, die unter dem Einfluss des Thyroxins steht, zur Darstellung. Nach den Untersuchungen von W. J. Schmidt und A. Frey-Wyssling baut sich das Cytoplasma aus zwei verschiedenen Systemen auf: aus dem retikulären und dem korpuskularen System. Das retikuläre System besteht aus den fadenförmigen Proteinmolekeln, die, an zahlreichen Stellen durch Brücken miteinander verknüpft, ein labiles Gelgerüst bilden. Das korpuskulare System, das das labile Gelgerüst des Cytoplasmas umspült, besteht aus Wasser (= Dispersionsmittel), Jonen, Lipoidmolekülen, Triglyzeridmolekeln und den freibeweglichen Wirkstoffmolekeln. Die Reaktionsorte des Thyroxins und diejenigen anderer Wirkstoffe sind offenbar im retikulären System, wahrscheinlich an den Seitenästen der Polypeptidketten lokalisiert. Zwischen den im Gelgerüst verankerten Reaktionsorten und dem korpuskularen System findet ein stetiger Austausch von Wirkstoffmolekülen statt. Ein Teil der freibeweglichen Thyroxinmolekel tritt mit unbesetzen Reaktionsorten in Kontakt und wird adsorptiv gebunden; gleichzeitig verlassen adsorbierte Thyroxinmoleküle verschiedene Reaktionsorte und kehren in das korpuskulare System zurück.

Mit Hilfe der *Adsorptionshypothese* lässt sich eine *quantitative Beziehung zwischen Thyroxin-Aussenkonzentration und Latenzzeit herleiten*, die anhand der experimentell ermittelten Wirkungskurven auf ihre Richtigkeit hin geprüft werden kann. Der mathematischen Herleitung dieser Beziehung kann die von Freundlich (1922) aufgestellte Gleichung der Adsorptionsisotherme nicht zugrundegelegt werden, da diese lediglich als empirische Interpolationsformel zu bewerten ist, die nur in beschränktem Umfange den Adsorptionsvorgang zu beschreiben vermag (vergl. Hoeber, 1947). Wir versuchen aus diesem Grunde die Lösung der gestellten

Aufgabe mit Hilfe eines von der FREUNDLICH'schen Beziehung unabhängiggen, relativ einfachen Ansatzes [1].

Zur Durchführung der nachfolgenden Ableitung seien folgende Voraussetzungen erfüllt: 1. Die Versuchstiere stehen unter dem dauernden Einfluss einer konstant gehaltenen Thyroxin-Aussenkonzentration c_a; der durch Thyroxinaufnahme und eventuell Thyroxininaktivierung verursachte Thyroxinverlust der Aussenlösung lasse sich durch periodische Erneuerung der Badeflüssigkeit kompensieren. 2. Zwischen der Thyroxin-Aussenlösung und der Thyroxin-Innenlösung stelle sich nach relativ kurzer Behandlungszeit ein Permeationsgleichgewicht ein. 3. Die nach Einstellung der Permeationsgleichgewichtes von einem Individuum total aufgenommene Thyroxinmenge sei direkt proportional zur verabreichten Thyroxinkonzentration $c = c_a$.

Es sollen ferner bedeuten:

N = die Zahl der in der Volumeinheit des reagierenden Materials enthaltenen Reaktionsorte des Thyroxins,

n = die Zahl der pro Volumeinheit reagierendes Material aufgenommenen Thyroxinmolekel, und

Z = die Zahl der je mit einem Thyroxinmolekül besetzen Reaktionsorte pro Volumeinheit.

Die Zahl der pro Volumeinheit aufgenommenen Thyroxinmoleküle setzt sich stets aus zwei verschiedenen Anteilen zusammen: Erstens den im korpuskularen System des Cytoplasmas freibeweglichen Thyroxinmolekeln (T) und den an den Reaktionsorten (R) adsorptiv gebundenen Thyroxinmolekülen (TR). Infolge Voraussetzungen (1) und (2) stellt sich schon nach relativ kurzer Behandlungszeit ein Adsorptionsgleichgewicht

$$T + R \rightleftarrows TR$$

ein.

dZ/dt ist die Zahl derjenigen Thyroxinmolekel, die in der Zeiteinheit an den Reaktionsorten adsorbiert werden; dZ'/dt sei gleich der Zahl der in der Zeiteinheit die Reaktionsorte verlassenden Thyroxinmoleküle. Für das Adsorptionsgleichgewicht muss dann die Bedingung

$$dZ/dt = dZ'/dt \tag{1}$$

erfüllt sein.

Die Zahl der Thyroxinmoleküle, die in der Zeiteinheit mit den Reaktionsorten in Kontakt treten, ist offenbar umso grösser, je beträchtlicher die in den Organismus eingedrungene Thyroxinmenge, resp. infolge Voraussetzung (3) je grösser die Thyroxin-Aussenkonzentration c_a ist:

$$dZ/dt \sim c_a \tag{2}$$

Sie kann aber nicht beliebig grosse Werte annehmen, da pro Volumeinheit

[1] Für die fachmännische Beratung bei der Aufstellung dieses Ansatzes möchte ich Herrn PD. Dr. H. Kuhn bestens danken.

reagierendes Material nur eine begrenzte Zahl von Reaktionsorten zur Verfügung steht. dZ/dt weist demnach einen umso grösseren Betrag auf, je grösser die Zahl der jeweils noch unbesetzten Reaktionsorte ist:

$$dZ/dt \sim (N\text{-}Z) \quad . \tag{3}$$

Für die Zahl der Thyroxinmolekel, die in der Zeiteinheit an den Reaktionsorten adsorbiert werden, kann somit der Ausdruck

$$dZ/dt = k \cdot (N\text{-}Z) \cdot c_a \tag{4}$$

(k = Proportionalitätskonstante) angesetzt werden.

Es ist anzunehmen, dass in der Zeiteinheit umso mehr adsorbierte Thyroxinmoleküle die Reaktionsorte verlassen und ins korpuskulare System zurückkehren, je mehr Reaktionsorte bei einer bestimmten Thyroxinkonzentration im Durchschnitt besetzt sind:

$$dZ'/dt = k' \cdot Z \tag{5}$$

(k' = Proportionalitätskonstante).

Mit G. (1), (4) und (5) erhalten wir für das Adsorptionsgleichgewicht die Beziehung

$$k\,(N - Z) \cdot c_a \quad - k'Z = 0 \tag{6}$$

Daraus ergibt sich für die durchschnittliche Zahl der Reaktionsorte, die nach Einstellung des Adsorptionsgleichgewichtes pro Volumeinheit mit Thyroxinmolekeln besetzt sind, der Ausdruck

$$Z = \frac{N \cdot c_a}{c_a + \frac{k'}{k}} \tag{7}$$

Wenn das Thyroxin in adsorptiver Bindung an seinen Reaktionsorten zur Wirkung gelangt (Adsorptionshypothese der Thyroxinwirkung), dann wird eine bestimmte Metamorphose-Reaktion im Thyroxin-Versuch umso rascher einsetzen und ablaufen, je mehr Reaktionsorte pro Volumeinheit reagierendes Material mit Thyroxinmolekeln besetzt sind. Die Vorbereitungsphase λ resp. Latenzzeit muss somit umgekehrt proportional zur Besetzungszahl Z gesetzt werden.

$$\lambda = \frac{f}{Z} \tag{8}$$

(f = Proportionalitätskonstante). Werden die Konstanten k und k' zu $K = k'/k$ zusammengefasst, dann erhalten wir mit Gl. (7) und (8) für die Konzentrationsabhängigkeit der Vorbereitungsphase die Beziehung.

$$\lambda = \frac{f}{N}\left(1 + \frac{K}{c_a}\right) \tag{9}$$

In der deduzierten Beziehung zwischen Thyroxin-Aussenkonzentration und Vorbereitungsphase [Gl. (9)] nimmt die Latenzzeit bei der Thyroxinkonzentration $c_a = 0$ den Wert $\lambda\,(0) = \infty$ an, was besagt, dass die Reaktion auf den Thyroxinreiz bei unendlich starker Verdünnung der Thyroxin-Aussenlösung überhaupt nicht ein-

setzt. Steigt die Thyroxin-Aussenkonzentration von Null an kontinuierlich an, dann vermindert sich die Latenzzeit zunächst sehr stark, um dann, immer langsamer abnehmend, einem Minimalwert $\lambda_{min} = f/N$ zuzustreben, der theoretisch erst bei unendlich hoher Thyroxin-Aussenkonzentration erreicht wird [$c_a = \infty : \lambda\ (\infty) = = \lambda_{min} = f/N$]. Führen wir λ_{min} in Gl. (9) ein, dann gilt

$$\lambda = \lambda_{min} \left(1 + \frac{K}{c_a}\right). \tag{10}$$

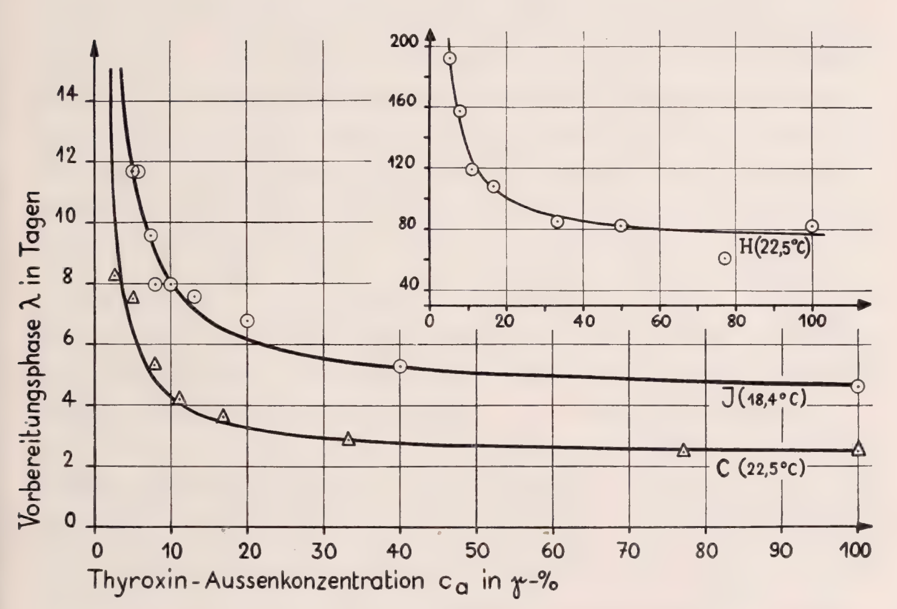


Fig. 14.

Konzentrationsabhängigkeit der Latenzzeit des oberen Hornkiefers (C), des Schwanzstammes (J) und des linken Operkulums (H)[1] bei *Rana temporaria*. Kurvenverlauf nach Gleichung (10), S. 53, berechnet.

Der Grenzwert der Latenzzeit ist umso grösser, je kleiner N, d. h. die Zahl der in der Volumeinheit des reagierenden Materials enthaltenen Reaktionsorte ist. Der Kurvenverlauf weist keinen Wendepunkt auf.

Die experimentelle Prüfung von Gl. (9) resp. Gl. (10) wurde an den Reaktionen des Hornkiefers, des Operkulums und des Schwanzstammes vorgenommen. In Fig. 14 lassen sich experimenteller und nach der Theorie berechneter Kurvenverlauf miteinander ver-

[1] Vorbereitungsphase in Stunden aufgetragen.

gleichen. Aus der Darstellung geht hervor, dass die unter Zugrundelegung der Adsorptionshypothese abgeleitete Beziehung zwischen Thyroxin-Aussenkonzentration und Vorbereitungsphase den beobachteten Kurvenverlauf richtig zu beschreiben vermag. Die aus den Thyroxinversuchen erschlossenen Latenzzeiten streuen nur geringfügig und unsystematisch um die berechneten Kurvenpunkte.

Abschliessend möchte ich mich in diesem Zusammenhange in aller Kürze mit dem Problem der Reaktionsschwellen auseinandersetzen. Auf Grund der Vorstellungen, die wir über die Wirkungsweise des Thyroxins entwickelt haben, muss angenommen werden, dass beliebig kleine Thyroxin-Aussenkonzentrationen, die von Null verschieden sind, reaktionsbereite Anurenlarven beeinflussen können; denn theoretisch müsste ja ein einziges Thyroxinmolekül, das dauernd mit demselben Reaktionsort oder alternierend mit verschiedenen Reaktionsorten in Kontakt tritt, einen Reaktionsanlauf von geringster Intensität im Erfolgsorgan provozieren. Wie ich früher dargelegt habe, sprechen andererseits die experimentellen Befunde dafür, dass sich s i c h t b a r e Auswirkungen der Thyroxinbehandlung erst bei Applikation einer minimalen, jeweils spezifischen Dosierung, der S c h w e l l e n d o s i s, am peripheren Erfolgsorgan einstellen können. Die Existenz differenzieller Reaktionsschwellen würde somit bedeuten, dass die unsichtbaren vorbereitenden Prozesse, stets ein minimales — durch die Schwellendosis gerade noch erzielbares — Ausmass erfahren müssen, damit sich in der Folge auch eine sichtbare Induktionswirkung am Erfolgsorgan einstellen kann.

ABSCHNITT III

DAS ZUSTANDEKOMMEN DER FRÜHBEREITSCHAFT DES METAMORPHOSE-REAKTIONSSYSTEMS

A. Charakteristik des Bereitschaftszustandes.

1. *Definition und Nachweis des Bereitschaftszustandes.*

Die Einwirkung überschwelliger Thyroxindosen auf Anuren- und Urodelenlarven allein gewährleistet den morphogenetischen Erfolg des Schilddrüsenreizes noch nicht. Der spezifische Einfluss des

applizierten Thyroxins kann sich selbst bei günstigsten Aufzuchtbedingungen nur dann geltend machen, wenn sich die Erfolgsorgane des Schilddrüsenhormons in reaktionsfähigem Zustande (Bereitschaftszustand) befinden.

Die im vorangehenden Abschnitt entwickelten Vorstellungen über die Induktion der Thyroxinmetamorphose ermöglichen uns eine präzise Definition des Bereitschaftszustandes: Unter der Reaktionsbereitschaft[1] gegenüber dem Thyroxin verstehen wir bei Amphibienlarven jene innere Disposition, die es einer bestimmten Körperpartie unter bestimmten Aussenbedingungen ermöglicht, unmittelbar nach Behandlungsbeginn auf den Thyroxinreiz anzusprechen. Und zwar erfolgt die Antwort auf den hormonalen Reiz stets in dem Sinne, dass sich bei überschwelliger Thyroxindosierung morphologisch erkennbare Wirkungen am Erfolgsorgan erst nach einer Phase innerer Vorbereitung (Vorbereitungsphase) abzuzeichnen beginnen.

Der Nachweis des Bereitschaftszustandes erfolgt mit Hilfe des Induktionstestes, entweder durch Transplantation der zur Testierung gelangenden Körperpartien in ältere, metamorphosierende Individuen, oder durch Schilddrüsenbehandlung der in Betracht kommenden Larvenstadien.

2. *Die Regionalspezifität des Bereitschaftszustandes.*

Die zahlreichen an Anuren- und Urodelenlarven durchgeführten Transplantationsversuche (siehe Abschnitt II, S. 39) haben u. a. gezeigt, dass die in fremde Körperregionen verpflanzten reaktionsfähigen Transplantate während der Metamorphose stets herkunftsgemäss in der ihnen eigenen Weise auf das Schilddrüsenhormon

---

[1] Vielfach wird hierfür auch das Synonym „Reaktionsfähigkeit" verwendet. WADDINGTON (1932) und NEEDHAM (1942) kennzeichnen die Reaktionsbereitschaften gegenüber den morphogenetischen Stimuli durch den allgemeinen Ausdruck „competence". Wir verwenden die Bezeichnung „Reaktionsbereitschaft", da dieser Ausdruck jenen Zustand des Reaktionssystems besser kennzeichnet als „Reaktionsfähigkeit" und die deutsche Uebersetzung von „competence" durch das Wort „Kompetenz" (LEHMANN, 1945) nicht ganz das Richtige trifft.

ansprechen. Die Bereitschaft des reagierenden Materials gegenüber dem Schilddrüsenreiz ist somit keine uniforme, sondern eine ausgesprochen regionalspezifische.

Die Regionalspezifität des Bereitschaftszustandes wird keineswegs durch die histologische Struktur der betreffenden Erfolgsorgane bestimmt. So reagieren während der Metamorphose beispielsweise die in den Larvenrumpf transplantierten Schwanzhautfragmente der Kaulquappe herkunftsgemäss mit Histolyse auf das Schilddrüsenhormon, während die in den Kaulquappenschwanz transplantierten Rumpfhautfragmente, ungeachtet ihrer völlig gleichartigen histologischen Beschaffenheit, unter dem Einfluss des Metamorphose-Hormons herkunftsgemäss zur Umwandlung in adulte Rumpfhautstückchen veranlasst werden (Lindeman, 1929). Für die Regionalspezifität des Bereitschaftszustandes ist vielleicht die regionale Feinstruktur des Cytoplasmas ausschlaggebend.

Eingehende Untersuchungen an thyroxinbehandelten und thyroidektomierten Anurenlarven haben gezeigt, dass sich der Bereitschaftszustand gegenüber dem Schilddrüsenhormon nur in ganz bestimmten Körperpartien etabliert („zones sensibles locales" nach Champy und Radu, 1931), die wir als lokale Bereitschaftsfelder dem sich über den ganzen Organismus erstreckenden Wirkungsfeld des Schilddrüsenhormons gegenüberstellen können. Dabei fällt auf, dass sich die Bereitschaftsfelder in erster Linie über die aus dem Ektoderm und dem Entoderm hervorgehenden Organe und Organanlagen erstrecken (Schulze, 1922-1924).

Die spezifischen Bereitschaftsfelder grenzen sich bei der Anurenlarve scharf voneinander ab. In einer bedeutenden Untersuchung konnte Champy (1922 *a*, *b*) zeigen, dass die Trennung zwischen benachbarten Körperterritorien, die elektiv mit mitotischer Aktivität (z. B. die Vorderextremitätenanlage) oder mit Histolyse (z. B. die inneren Kiemen) auf Schilddrüsenstoffe ansprechen, eine solche von Zelle zu Zelle sein kann.

3. *Die Phasenspezifität des Bereitschaftszustandes.*

Die gruppentypische Larvenform der Anuren (Kaulquappe) ist durch eine ausgesprochene Frühbereitschaft des Metamorphose-Reaktionssystems ausgezeichnet. Larven von *Rana catesbeiana*, die

unter normalen Lebensbedingungen erst nach 2 bis 3 Jahren metamorphosieren, können durch frühzeitig erfolgende Thyroxinbehandlung schon in der dritten Lebenswoche zu „Fröschen" umgewandelt werden (TRENDELENBURG, 1934). Im Verlauf der Anuren-Normogenese greifen demnach bereits auf relativ früher, bis jetzt noch nicht genau ermittelter Entwicklungsstufe, innere Faktoren in das allgemeine Entwicklungsgeschehen ein, unter deren Einfluss sich die Reaktionsbereitschaft gegenüber dem Schilddrüsenreiz in den zur Thyroxinempfindlichkeit determinierten Anlagebezirken konstituiert. Durch diesen Prozess, den wir kurz als Bereitschaftsetablierung kennzeichnen wollen, erlangt das auf embryonaler Stufe determinativ vorbereitete Metamorphose-Reaktionssystem sukzessive seine Funktionstüchtigkeit.

Die Bereitschaftsfelder, die sich auf früher Entwicklungsstufe in der Anurenlarve etablieren, bleiben während eines ausgedehnten Lebensabschnittes erhalten, in normal sich entwickelnden Kaulquappen sicher bis zum Einsetzen der Metamorphoseprozesse. Während der Normalmetamorphose schwindet aber nicht nur die Thyroxinempfindlichkeit in den transitorischen Körperterritorien mit deren zunehmendem Abbau, sondern auch jene Körperbereiche, die in den adulten Organismus übernommen werden (Körperteile mit adulter und larvo-adulter Determination), verlieren ihre Reaktionsbereitschaft gegenüber dem Schilddrüsenhormon. Das an Frösche verabreichte Thyroxin vermag daher weder morphogenetische Wirkungen zu entfalten, noch das Körpergewicht. die Intensität der Oxydationsprozesse und den Glykogenbestand zu verändern (GAYDA, 1922; HUXLEY, 1923; ABDERHALDEN und WERTHEIMER, 1928; HENSCHEL und STEUBER, 1931). In diesem Zusammenhang stellt sich die Frage nach der Dauer des Bereitschaftszustandes in thyroidektomierten Larven. Theoretisch bestehen hier zwei Möglichkeiten des Verhaltens: Die thyreopriven Kaulquappen bleiben dauernd, also unter Umständen jahrelang bis zu ihrem Eingehen in reaktionsbereitem Zustand; oder aber ihre Reaktionsfähigkeit auf das Schilddrüsenhormon ist zeitlich begrenzt, sodass die schilddrüsenlosen Larven von einem bestimmten Alter an durch Thyroxinbehandlung nicht mehr zur Metamorphose gezwungen werden können, sich also entsprechend verhalten wie etwa isoliertes Gastrulaektoderm, das seine Reaktionsbereitschaft gegenüber den induzierenden Organisatorsubstanzen nach einer

bestimmten Zeit verliert, ohne dass eine Differenzierung stattgefunden hat (Waddington, 1936; Holtfreter, 1938). Welche der beiden Möglichkeiten der Bereitschaftsfestlegung bei thyroidektomierten Kaulquappen realisiert ist, kann nicht entschieden werden, da uns keine diesbezüglichen Untersuchungen bekannt sind. Wir wissen lediglich, dass thyreoprive Kaulquappen sicher noch während längerer Zeit, nachdem sich die ihnen entsprechenden Kontrolltiere zu Fröschen umgewandelt haben, auf den Thyroxinreiz anzusprechen vermögen.

An die vorangehende Betrachtung anschliessend möchte ich einige Begriffe, die sich auf die Phasenspezifität des Bereitschaftszustandes beziehen, präzisieren:

1. Als normogenetischen Bereitschaftsbeginn („point of onset of competence" nach Needham, 1942) definieren wir das auf definierte Aufzuchtbedingungen bezogene Alter A_b, in dem sich die Reaktionsbereitschaft in den zur Thyroxinempfindlichkeit determinierten Anlagebezirken etabliert.
2. Als normogenetisches Bereitschaftsende („point of loss of competence" nach Needham) bezeichnen wir jenes auf definierte Aufzuchtbedingungen bezogene Alter A_b^*, in dem eine bestimmte Körperpartie normal sich entwickelnder Anurenlarven ihre Reaktionsfähigkeit auf den Schilddrüsenreiz verliert.
3. Als normogenetische Bereitschaftsperiode oder sensitive Phase („period of competence" nach Needham) definiere ich den normogenetischen Lebensabschnitt, innerhalb dem sich ein zur Thyroxinempfindlichkeit determinierter Körperbereich der Anurenlarve in reaktionsbereitem Zustand befindet.

4. *Die Artspezifität des Bereitschaftszustandes.*

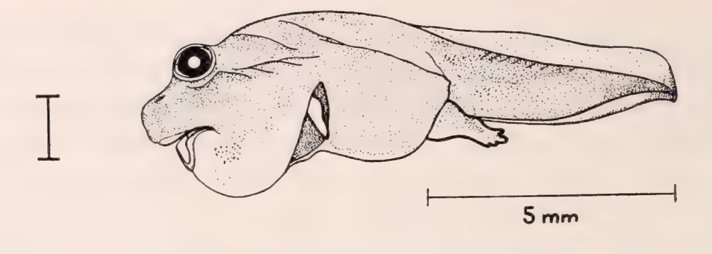
Innerhalb der Artenreihe der Amphibien ist sowohl die Zahl der spezifischen Bereitschaftsfelder als auch deren Verteilung über die verschiedenen Körperbezirke der Larve bedeutenden Variationen unterworfen. Den höchsten Grad der Ausbildung erfährt das Reaktionssystem des Schilddrüsenhormons in der Formengruppe

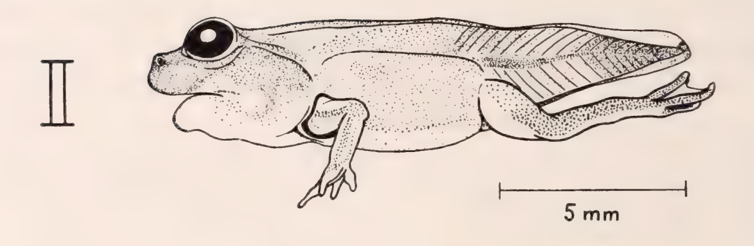
der Anuren. Bei deren gruppentypischer Larvenform, der Kaulquappe, erstrecken sich spezifische Bereitschaftsfelder über die Anlagen der Extremitäten und der Zunge, über die Hornkiefer, das Vestibulum oris, das Integument, die Flossensäume, den Schwanzstamm, ev. über das Operkulum, über den Spiraldarm und über eine Reihe weiterer innerer Organe aus. Einen bedeutend geringeren Ausbildungsgrad zeigt das Metamorphose-Reaktionssystem innerhalb des Formenkreises der Urodelen. Bei den Larvenformen der Salamandriden und Ambystomiden etabliert sich die Reaktionsfähigkeit auf das Schilddrüsenhormon nur noch in einigen ausgewählten Körperbereichen wie etwa dem Flossensaum, Integument oder den Kiemen. Im Extremfall der obligat neotenen Proteiden (Proteus, Necturus) gar lassen sich überhaupt keine Körperterritorien nachweisen, die jemals die Reaktionsbereitschaft gegenüber dem Thyroxinreiz erlangen (Huxley und Hogben, 1922; Noble, 1931; Schreiber, 1938).

5. *Bereitschaftszustand und morphogenetische Leistungsfähigkeit.*

Eine vollständige Charakteristik des Bereitschaftszustandes darf nicht übersehen, dass die morphogenetische Leistungsfähigkeit der thyroxinempfindlichen Körperbezirke während der Larvenentwicklung deutliche Veränderungen erfährt. Innerhalb der sensitiven Phase erfolgt die Ausdifferenzierung der zur Reaktionsbereitschaft determinierten Anlagebezirke. Dementsprechend nimmt ihre morphogenetische Leistungsfähigkeit innerhalb der Bereitschaftsperiode mit steigendem Larvenalter zu.

Verschiedene Autoren (Kuhn, 1933; Geigy, 1941 *a*; Roth, 1945) haben festgestellt, dass die durch einen Standard-Thyroxinreiz provozierte Metamorphose einen umso höheren Grad an Vollkommenheit erreicht, je weiter die zur Thyroxinbehandlung gelangenden Larven in ihrer Entwicklung gediehen sind. Zu demselben Ergebnis gelangte ich in eigenen Versuchen, in denen drei stark differierende Kaulquappenstadien (Ausgangsstadium I: Jungkaulquappen mit papillenförmigen Hinterextremitätenknospen; mittlere Totallänge L 1 = 20 mm. Ausgangsstadium II: Mittlere Kaulquappen mit Hinterbeinanlagen, die sich im Stadium der gekerbten Palette befinden; mittlere Totallänge L 1 = 29 mm. Ausgangsstadium III: Aeltere Kaulquappen mit in Ober- und





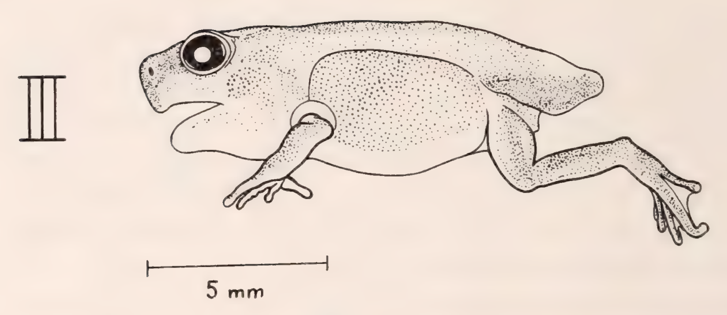


Fig. 15.

Thyroxineinwirkung auf verschiedene Larvenstadien von *Rana temporaria*. Aspekt der Versuchstiere nach 7-tägiger Einwirkung der Thyroxinkonzentration $c_a = 10\ \gamma$-% (I = Behandlungsbeginn im Jungkaulquappenstadium; II = Behandlungsbeginn im Stadium der Kaulquappe mit gekerbten Hinterbeinpaletten; III = Behandlungsbeginn im Stadium der unmittelbar vor der Prometamorphose stehenden Kaulquappe).

Unterschenkel gegliederten Extremitäten; mittlere Totallänge L 1 = 36 mm) unter konstanten Aussenbedingungen einer Thyroxin-Dauerbehandlung durch die Konzentrationen 2 und 10 γ-% unterzogen wurden. Da neben jüngeren und mittleren Kaulquappen auch ältere, unmittelbar vor der Prometamorphose stehende Larven

zur Untersuchung gelangten, schaltete ich den Einfluss der autochthonen Schilddrüsenaktivität vor Beginn und während der Versuche in allen Versuchs-und Kontrolltieren durch Dauereinwirkung von Tetramethylthioharnstoff (Konz. 1 : 100'000) aus. Fig. 15 zeigt die Auswirkungen der Thyroxinkonzentration 10 γ-% an den Ausgangsstadien I, II und III sieben Tage nach Behandlungsbeginn. Die Versuchstiere, die im Stadium der Jungkaulquappe zur Thyroxinbehandlung gelangt sind, haben sich nach Ablauf des siebten Behandlungstages zu stark missgebildeten, nur entfernt froschähnlichen „Geigenformen" entwickelt, die nicht imstande sind, das Badewasser zu verlassen und rasch an Entwicklungsstörungen (Geigy, 1941 *a*) und an Sauerstoffmangel (Jarisch, 1920) zugrundegehen. Kopf und Rumpf zeigen ödematöse Aufblähungen. Die Körperlängsachse hat auf der Höhe des Rumpfes jene für schilddrüsenbehandelte Frühstadien charakteristische Abknickung in dorso-ventraler Richtung erfahren, die durch eine Krümmung des Rückenmarkes und des Achsenskelettes zustandekommt. Die Spitze des um ca. 50% reduzierten Schwanzstammes zeigt ebenfalls eine leichte Krümmung. Während der ventrale Flossensaum fast vollkommen geschwunden ist, sind beträchtliche Partien des dorsalen Flossensaumes nocht nicht dem Abbau anheimgefallen. Die Augen zeigen einen übernatürlich stark ausgeprägten Exophthalmus. Die in Umwandlung begriffene Nasalregion mit den nur noch schmalen Nasenöffnungen überragt deutlich den Unterkiefer. Vestibulum oris und Hornschnabel sind gänzlich geschwunden. Der stark geweitete und klaffende Mund lässt die in Entwicklung begriffene Zunge erkennen, die als weisses Zäpfchen aus dem Schlund hervorragt. Der larvale Unterkieferknorpel hingegen persistiert und verleiht dem Mund die für thyroxinbehandelte Frühstadien charakteristische T — Form. Die Entwicklungsanläufe an den Extremitätenanlagen stehen im Verhältnis zu den auf diesem Stadium bereits intensiv verlaufenden Rückbildungsprozessen stark im Rückstand. Die missgebildeten Hinterbeinchen haben erst eine Länge von 1,73 mm erreicht und ihre Differenzierung bleibt ebenfalls eine geringfügige. Die Anlagen des Ober- und Unterschenkels sind eben erkennbar geworden und die Ausbildung der Zehen hat eingesetzt. Die linke Vorderextremität ragt als unpigmentiertes Zäpfchen aus dem erst linksseitig zustandegekommenen Resorptionsloch des Operkulums hervor. Bei der mittleren Kaul-

quappe verursacht dieselbe Thyroxinbehandlung bedeutend geringere Störungen im Ablauf und in der Korrelation der regionalen Metamorphoseprozesse. Am siebten Behandlungstag sind die nahezu froschtypisch ausgebildeten Vorderextremitäten beidseitig durch die Operkeln durchgebrochen. Ventral lässt sich das noch nicht mit dem Vorderbein verwachsene Perforationsloch nachweisen. Zwischen den Zehen der in Ober- und Unterschenkel gegliederten Hinterextremität haben sich bereits die Schwimmhäute ausgebildet. Während der dorsale und der ventrale Flossensaum bis auf einen unscheinbaren Rest geschwunden sind, beträgt die Reduktion des Schwanzstammes erst durchschnittlich 67%. Die Augen treten immer noch stärker hervor als bei dem in Fig. 17 dargestellten normalmetamorphosierten Jungfröschchen. Abknickungen der Körperlängsachse auf der Höhe des Rumpfes und des Schwanzstammes, wie wir sie bei den thyroxinbehandelten Frühstadien beobachten, lassen sich bei den Versuchstieren des Ausgangsstadiums II nicht mehr feststellen. Während der larvale Unterkieferknorpel bei den im Stadium der Jungkaulquappe zur Thyroxinbehandlung gelangenden Individuen nach Ablauf des siebten Behandlungstages noch keine Veränderungen zeigt, erfährt er nach derselben Zeit bei der mittleren Kaulquappe eine deutliche Umwandlung, die dem stark geweiteten Mund froschähnliche Gestalt verleiht. Die Versuchstiere, die im Stadium der älteren, unmittelbar vor der Prometamorphose stehenden Kaulquappe unter den Einfluss des Thyroxins gelangenten, haben sich gegen Ende des siebten Behandlungstages zu lebensfähigen, aber noch deutlich unterentwickelten Fröschchen umgewandelt, die auf feuchte Watte kriechen und kleinere Sprünge ausführen. Die Ausbildung der Hinterbeine hält auch auf diesem Behandlungsstadium mit dem allgemeinen Metamorphoseablauf nicht genügend Schritt. Die Resorptionslöcher der Operkeln sind aber hier nicht mehr nachweisbar und das Ausmass des Exophthalmus entspricht ungefähr demjenigen normal metamorphosierter Jungfröschchen. Der Mund hat froschtypische Form angenommen, die Nasalfront hingegen zeigt im Vergleich zu den Normaltieren eine zu schroffe Abplattung. Ventraler und dorsaler Flossensaum sind vollkommen geschwunden und der Schwanzstamm hat sich zu einem Stummel von durchschnittlich 3 mm Länge reduziert (Schwanzstamm-Reduktion = 88%).

Noch viel ausgesprochener kommen die Unterschiede zwischen

den morphogenetischen Leistungen der drei Entwicklungsstadien bei der Applikation schwächerer Thyroxindosen zur Geltung (s. Fig. 16). Die im Jungkaulquappen-Stadium zur Behandlung gelangenden

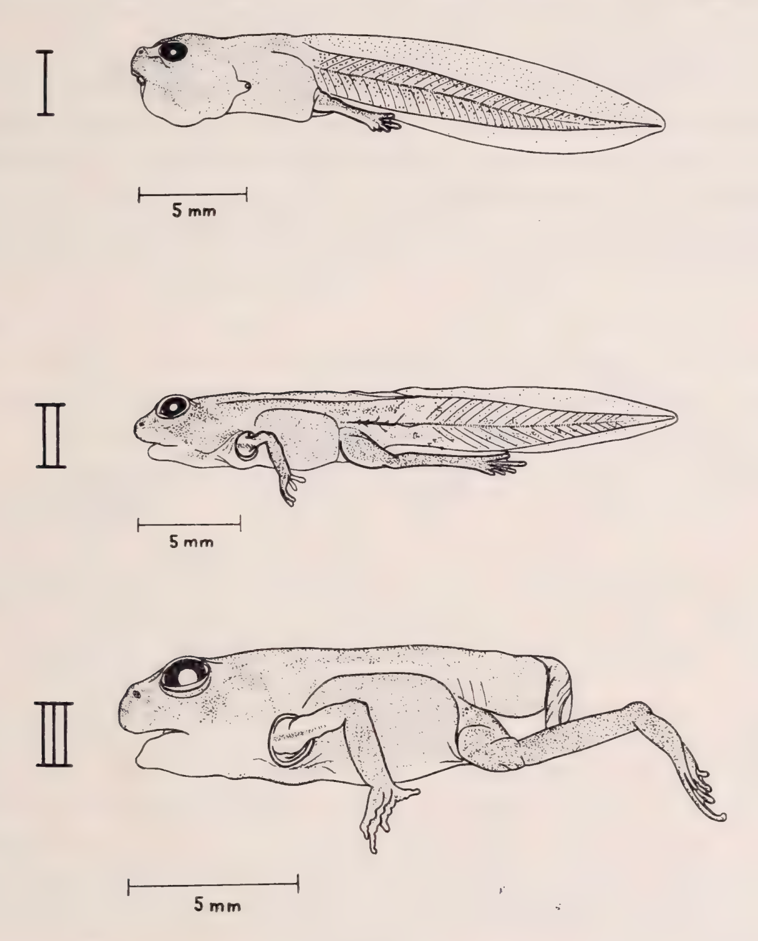


Fig. 16.
Thyroxineinwirkung auf verschiedene Larvenstadien von *Rana temporaria*. Aspekt der Versuchstiere nach 11-tägiger Einwirkung der Thyroxinkonzentration $c_a = 2\ \gamma$-%.

Versuchstiere erfahren nur geringfügige Umwandlungen. Der Flossensaum wird nur unbeträchtlich angegriffen und der Schwanzstamm zeigt überhaupt keine Reduktion. Der Abbau der Ober- und Unterlippe ist verzögert und am Hornschnabel lassen sich lediglich mehr oder weniger starke Defekte nachweisen. Der Atemporus

bleibt intakt und die Augen treten nicht hervor. Lediglich Nasalregion und Hinterextremitätenanlagen lassen unter den äusserlich erkennbaren Körperbereichen deutliche Veränderungen erkennen. Im Gegensatz zum Verhalten der Jungkaulquappen befindet sich die Metamorphose bei der mittleren Kaulquappe in vollem Gang. Die froschtypisch ausgebildeten Vorderbeine sind beidseitig durch die Resorptionslöcher der Operkeln hindurch nach aussen gelangt. Die Hinterextremitäten befinden sich in rapidem Wachstum. Lippen und Hornschnabel haben eine vollständige Reduktion erfahren. Der Mund ist geweitet und hat froschähnliche Gestalt angenommen. Die Augen treten deutlich hervor. Ventraler und



Fig. 17.

Normal metamorphosierter Jungfrosch von *Rana temporaria.*

dorsaler Flossensaum befinden sich in intensiver Rückbildung; die Reduktion des Schwanzstammes hingegen beträgt erst ungefähr 18%. Die im Stadium der älteren Kaulquappe unter den Einfluss der Thyroxin-Aussenkonzentration $c_a = 2\,\gamma$-% gelangenden Individuen haben sich nach Ablauf des 11. Behandlungstages sogar zu weitgehend normal proportionierten Jungfröschchen entwickelt (vergl. mit Fig. 17).

Die Kontrolltiere, die den in Fig. 15 und 16 dargestellten Versuchstieren entsprechen, repräsentieren ausnahmslos den Zustand der intakten Kaulquappe.

Die eigenen Thyroxinversuche, in denen der störende Einfluss der autochthonen Schilddrüsenaktivität in Versuchs- und Kontrolltieren in hinreichendem Masse ausgeschaltet worden ist, zeigen, in welch starkem Masse sich innerhalb der Bereitschaftsperiode die morphogenetische Leistungsfähigkeit mit dem zunehmenden

Differenzierungsgrad und Alter der Anurenlarve ändert. Die Präzisierung dieses allgemeinen Befundes bleibt einer histologischen Analyse der Versuchstiere vorbehalten.

B. Die Frühlarvale Normogenese von *Rana temporaria* L.

Bevor wir uns der experimentellen Analyse der Bereitschaftsetablierung zuwenden, müssen wir den Normogenese-Verlauf des Untersuchungsobjektes in den für unsere späteren Betrachtungen wichtigsten Punkten präzisieren. Diese einführende Darstellung der Normalentwicklung von *Rana temporaria* wird sich auf die Zusammenstellung einer Normentafel, die quantitative Analyse einiger Teilvorgänge, das Muster und die Temperaturabhängigkeit der frühlarvalen Normogenese beschränken. Die in ihr enthaltenen morphologischen und biometrischen Angaben beziehen sich stets auf konstante Aufzuchtbedingungen sowie auf genetisch und statistisch einheitliches Ausgangsmaterial. Von ausschlaggebender Bedeutung für die Reproduzierbarkeit des normogenetischen Verhaltens der Larven erwies sich neben der Konstanthaltung der Temperatur, der Zusammensetzung des Badewassers etc., die Konstanthaltung der Individuen-Raumdichte. Es zeigte sich im Verlauf dieser Untersuchung aufs Neue, dass die Entwicklungsgeschwindigkeit in beträchtlichem Masse von der Zahl der Individuen abhängt, die auf ein bestimmtes Flüssigkeitsvolumen verteilt sind (vergl. Bilski, 1921).

1. *Die Stadien der frühlarvalen Normogenese.*

Bis zur Entstehung der typischen Kaulquappe durchläuft die Junglarve eine Reihe charakteristischer Stadien, die bei konstanten Aufzuchtbedingungen in einem jeweils charakteristischen Larvenalter erreicht werden. Die in der nachfolgenden Normentafel enthaltenen Altersangaben beziehen sich stets auf den Fixpunkt der postembryonalen Altersskala, $A_0 = 0$ pe-Stunden [1], sowie auf standardisierte Ausgangs- und Aufzuchtbedingungen. Das Stadium, in dem die Junglarven ihre Eihüllen verlassen, ist starken Variationen unterworfen. In der Regel schlüpfen die Individuen bei *Rana temporaria*, wenn sie Larven-Stadium Nr. 2 (siehe Nor-

[1] „pe“ bedeutet „postembryonal“.

mentafel) erreicht haben. Unter Umständen verlassen sie die Eihüllen bereits auf Larven-Stadium Nr. 1, d. h. ungefähr einen halben Tag früher. Verschiedene Beobachtungen lassen den Schluss zu, dass vor allem Temperaturreize für das vorzeitige Ausschlüpfen der Larven massgebend sein können. Infolge der starken Variabilität des Schlüpftermins definieren wir den Fixpunkt der pe-Altersskala als dasjenige Alter, das dem in unserer Normentafel als Larven-Stadium Nr. 1 charakterisierten Entwicklungszustand entspricht.

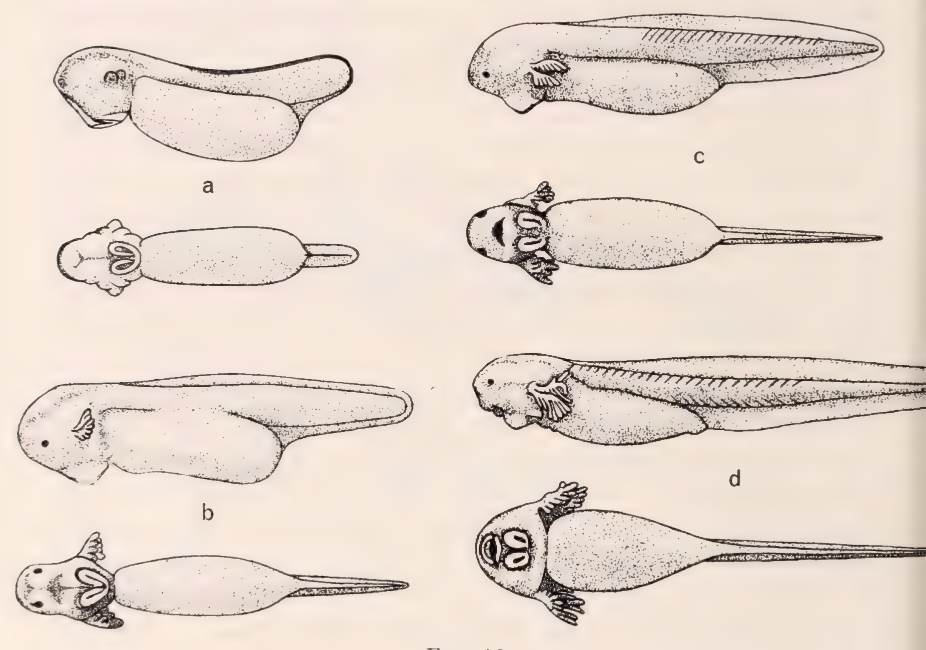


Fig. 18.
Die Stadien der frühlarvalen Normogenese von *Rana temporaria* (Normentafel).
Fig. 18 *a*: LS. 1, 0 pe-St. — Fig. 18 *b*: LS. 2, 12 pe-St. — Fig. 18 *c*: LS. 3, 24 pe-St. — Fig. 18 *d*: LS. 5, 48 pe-St.

Normentafel der frühlarvalen Entwicklung von *Rana temporaria* L.

Aufzuchtbedingungen: 1) Temperatur $t = 20{,}3 \pm 0{,}3°$ C; 2) Individuen-Raumdichte $d_i = 5$ Indiv./45 ccm; 3) Badewasser: Basler Brunnenwasser (pH = 7,02); 4) Ernährung: Bis in das Alter vom 108 pe-Stunden durch autochthone Dotterreserven, darnach dauernde Verfütterung von Brennesselpulver.

Ausgangsmaterial: Frisch geschlüpfte Junglarven aus einem Andermatter-Gelege (Extreme ausgeschaltet).

Legende: LS = Larven-Stadium, LA = Larvenalter in pe-Stunden.

LS	LA	Morphologische Charakteristik
1	0	Frühzeitig geschlüpfte oder schlüpfbereite Junglarve mit einer mittleren Schwanzlänge von ungefähr 1,1 mm; die Anlagen der äusseren Kiemen sind beidseitig als mehr oder weniger scharf konturierte Auswölbungen der Körperdecke erkennbar (Fig. 18 *a*).
2	12	Die zentrale Schwanzpartie weist eine durchschnittliche Länge von 2,5 mm auf und ist ungefähr 0,5 bis 0,6 mal so lang wie die Kopf-Rumpflänge. Die Anlagen des dorsalen und des ventralen Flossensaumes zeichnen sich deutlich vom Schwanzstamm ab. Die Anlagen der äusseren Kiemen haben sich zu 3- bis 8- teiligen feinen Kiemenästchen differenziert. Mundbucht gebildet (Fig. 18 *b*).
3	24	Länge des Schwanzstammes im Mittel 3,9 mm und ca. 0,7 bis 0,8 mal so lang wie Kopf-Rumpflänge. Mund offen (Fig. 18 *c*).
4	36	Länge der zentralen Schwanzpartie durchschnittlich 5,1 mm. Sie ist in diesem Stadium ungefähr gleich lang wie die Kopf-Rumpflänge. Ober- und Unterkiefer angelegt. Der Unterlippenwulst beginnt sich von seinem Untergrund abzuzeichnen.
5	48	Mittlere Länge des Schwanzstammes ungefähr 6,2 mm; sie ist ungefähr 1,4 mal so lang wie die Kopf-Rumpflänge. Die äusseren Kiemen haben den Zustand maximaler Entwicklung nahezu erreicht. Der Rumpf wird infolge der einsetzenden Windungen des Darmes massiver und nimmt, in ventraler Ansicht betrachtet, spindelförmige Gestalt an. Ober- und Unterlippenwulst heben sich deutlich von ihrem Untergrund ab. Der Kopf sondert sich scharf vom Rumpf ab und gleicht sich der Form eines gleichseitigen Dreiecks an. Die Haftdrüse rückt in cephaler Richtung vor (Fig. 18 *d*).

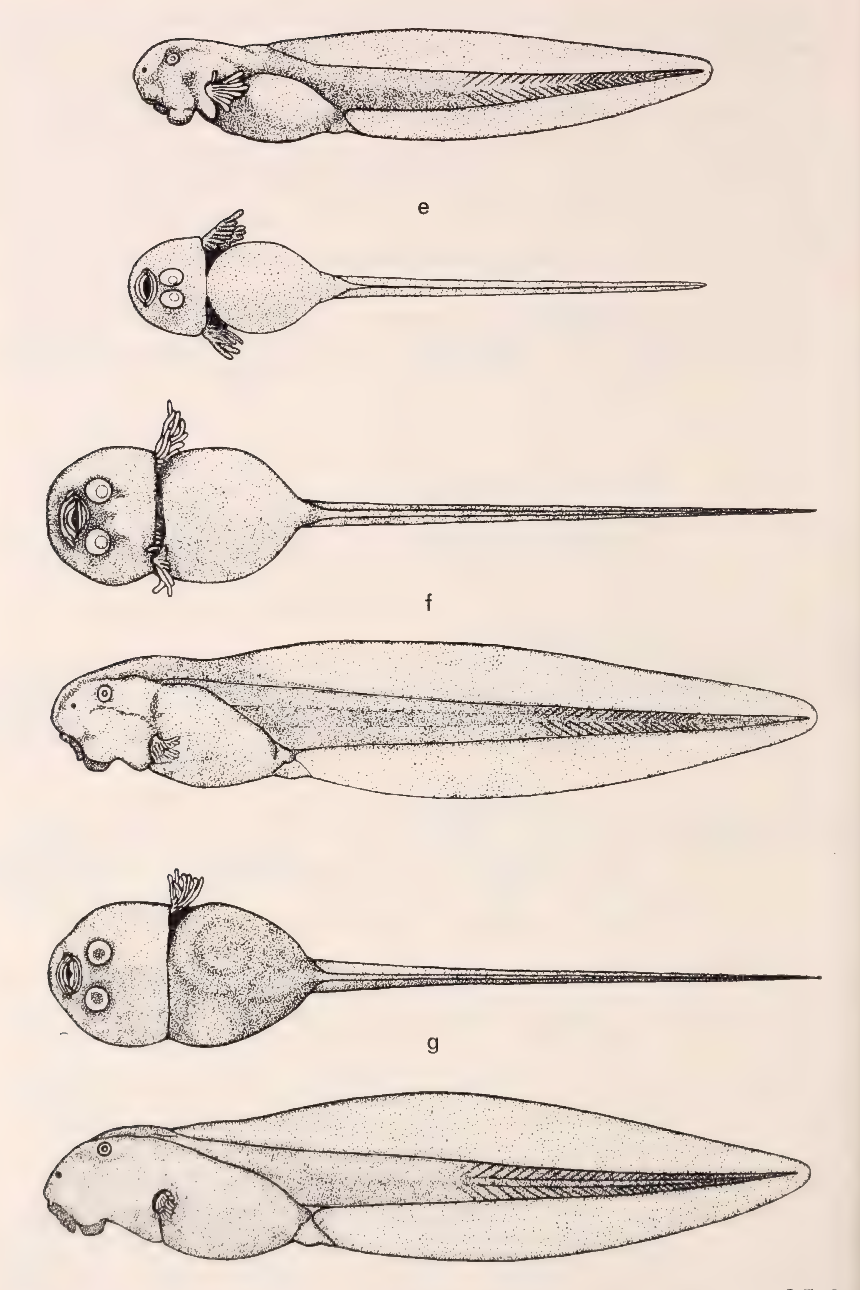


Fig. 18 *e*: LS. 6, 60 pe-St. — Fig. 18 *f*: LS. 7, 72 pe-St. — Fig. 18 *g*: LS. 8, 84 pe-St.

LS	LA	Morphologische Charakteristik
6	60	Mittlere Länge des Schwanzstammes ca. 7,2 mm und ungefähr 1,6 mal so lang wie Kopf-Rumpflänge. Der Rumpf hat rundliche Form angenommen. Die Operkularfalte ist im Begriffe, die äusseren Kiemen zu überwachsen. Die linke und die rechte Hälfte der Haftdrüse haben sich voneinander gesondert und ovoide Gestalt angenommen. Auf der Unterlippe beginnen sich die Anlagen der Kammwülste abzuzeichnen. Die Augen schimmern deutlich durch die durchsichtig gewordene Cornea hindurch (Fig. 18 *e*).
7	72	Mittlere Länge der zentralen Schwanzpartie ca. 7,9 mm. Schwanzstamm ungefähr 1,8 mal so lang wie die Kopf-Rumpflänge. Die Operkularfalte hat noch keine der beiden äusseren Kiemen vollständig überwachsen. Der Abbau der äusseren Kiemen steht unmittelbar bevor. Am Rande der Unterlippe hat sich der Lippensaum gebildet. Die Verhornung der Kieferränder ist äusserlich noch nicht deutlich festzustellen. Die beiden Haftdrüsen sind lateralwärts voneinander abgerückt. Die Hinterextremitätenanlagen erscheinen an der ventralen Ansatzstelle des Schwanzstammes am Rumpf als kleine, noch unscharf von ihrer unmittelbaren Umgebung abgegrenzte Hautauswölbungen (Fig. 18 *f*).
8	84	Mittlere Länge des Schwanzstammes ca. 8,5 mm. Das Längenverhältnis zwischen Schwanzstamm und Kopf-Rumpfpartie ist konstant geblieben. Die rechte äussere Kieme (Ansicht in ventraler Objektlage) ist von der Operkularfalte vollkommen überwachsen, die linke äussere Kieme nur teilweise; ihre distale Partie ragt aus der sich konstituierenden Operkularöffnung hervor. Die Verhornung der Kieferränder kann nun äusserlich festgestellt werden und die an Pigment ärmer werdende Bauchhaut lässt die Darmspirale schwach durchschimmern (Fig. 18 *g*).
9	96	Die zentrale Schwanzpartie weist eine mittlere Länge von ca. 9,1 mm auf. Die linke und die rechte äussere Kieme sind von den Operkularfalten vollständig überwachsen. Auf der linken Seite hat sich der

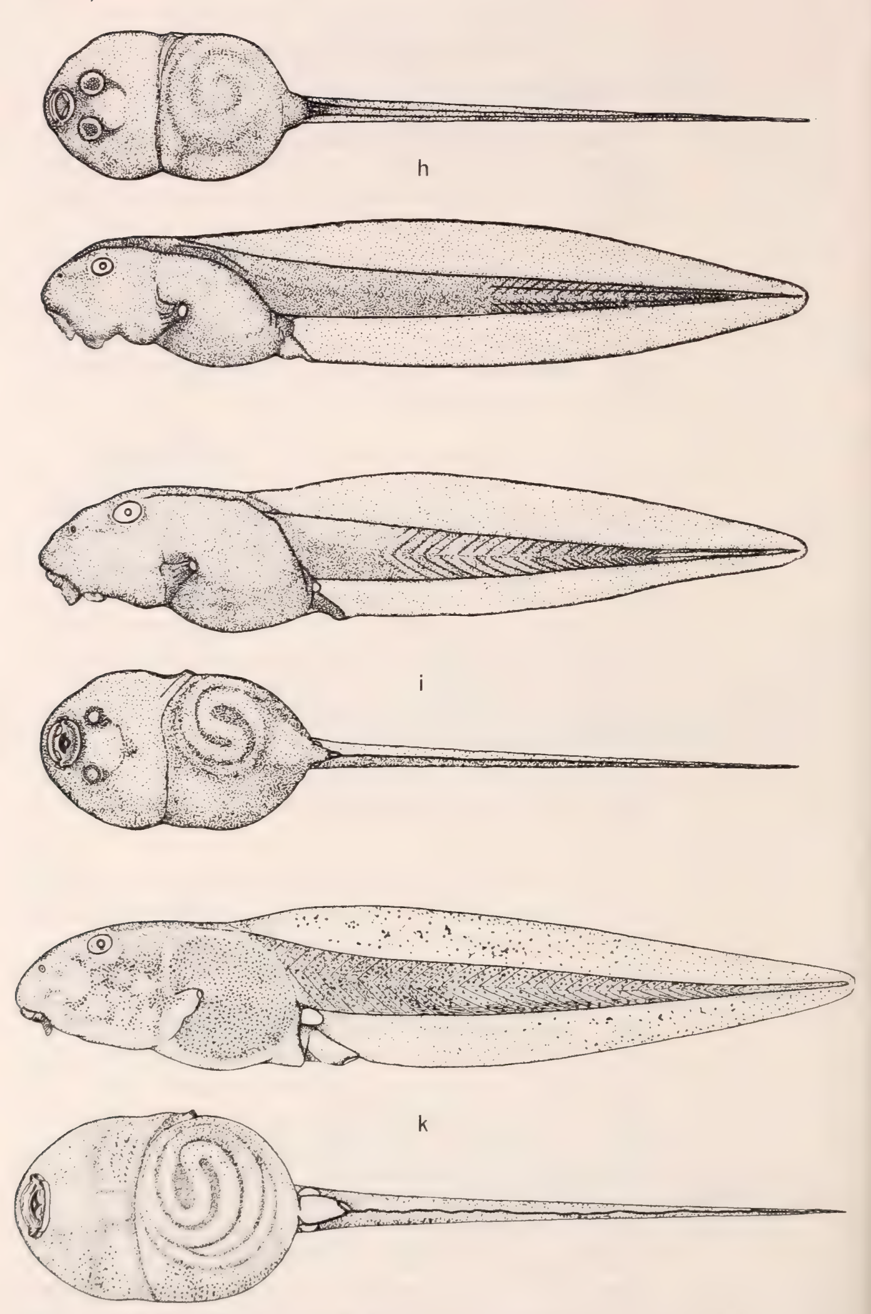


Fig. 18 *h*: LS. 9, 96 pe-St. — Fig. 18 *i*: LS. 10, 120 pe-St. — Fig. 18 *k*: LS. 13, 200 pe-St.

LS	LA	Morphologische Charakteristik
		Atemporus konstituiert. Der Abbau der Haftdrüsen ist in Gang gekommen und auf den Kammplatten erscheinen die ersten Lippenzähnchen. Maximaler Durchmesser der Operkularöffnung L 7 = 0,36 mm (Fig. 18 *h*).
10	120	Mittlere Länge des Schwanzstammes ungefähr 10 mm. Kopf und Rumpf runden sich ab und sind nicht mehr deutlich voneinander abzugrenzen. Ueberreste der Haftdrüsen treten noch deutlich hervor. Analtubus und papillenförmig strukturierte Hinterextremitätenanlage sind nunmehr scharf modelliert und die Darmspirale schimmert deutlich durch die Bauchhaut hindurch. Die typische Jungkaulquappen-Form ist entstanden (Fig. 18 *i*).
11	144	Jungkaulquappe mit einer mittleren Schwanzstammlänge von ungefähr 10,8 mm und einer Hinterextremitätenlänge von ca. 0,3 mm. Haftdrüsen resorbiert. An ihrer Stelle Pigmentverdichtungen.
12	168	Jungkaulquappe. Mittlere Länge der zentralen Schwanzpartie ca. 11,6 mm, Länge der Hinterextremitätenanlagen ca. 0,4 mm.
13	200	Kaulquappe mit Hinterextremitätenanlagen, die die Gestalt eines Zäpfchens aufweisen. Mittlere Länge des Schwanzstammes ca. 12,5 mm, mittlere Hinterextremitätenlänge ungefähr 0,5 mm. Pigmentzellen in grosser Zahl in der Haut nachweisbar (Fig. 18 *k*).

2. *Die biometrische Analyse einiger Wachstums- und Abbauvorgänge der frühlarvalen Normogenese.*

Die hier zur Darstellung gelangenden Wachstums- und Abbauvorgänge beziehen sich auf dieselben Aufzuchtbedingungen, die wir der Normentafel zugrundegelegt haben (Standard-Aufzuchtbedingungen). Fig. 19 zeigt den Wachstumsverlauf der zentralen Schwanzpartie zwischen dem Zeitpunkt, in dem die Junglarven frühestens ihre Eihüllen verlassen (Larven-Stadium Nr. 1) und dem

10. pe-Tag. Bis in das Alter von etwa 108 pe-Stunden erfolgt das Längenwachstum des Schwanzstammes (erfasst durch die Messstrecke L 4) derart gleichmässig, dass die Wachstumskurve in diesem Altersintervall geradezu als Eichkurve für die Altersbestimmung verwendet werden kann. Der Uebergang von der reinen Dotternährung zur aktiven Nahrungsaufnahme, der bei den hier gewählten Aufzuchtbedingungen zwischen dem 4. und 5. pe-Tag stattfindet, ist mit einer deutlichen Erhöhung der Streuung des Wachstumsverlaufs verbunden.

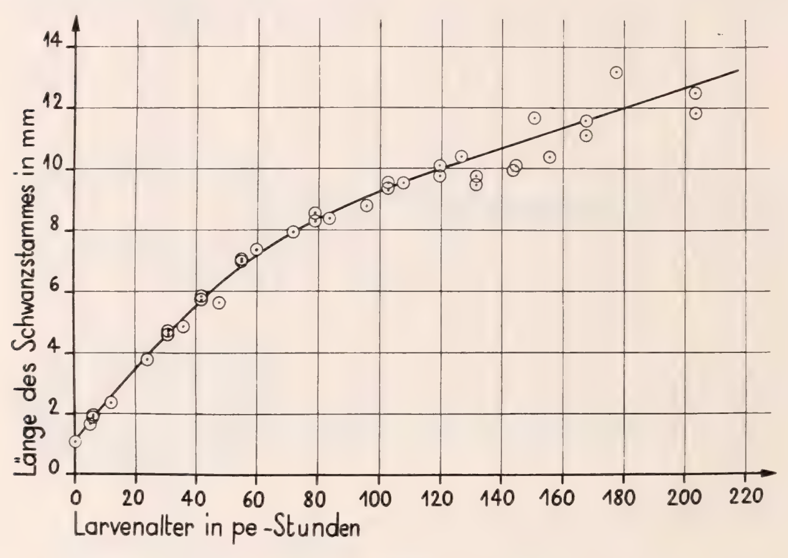


Fig. 19.

Rana temporaria. Längenwachstum der zentralen Schwanzpartie während der frühlarvalen Normogenese (Standard-Aufzuchtbedingungen).

Wie von verschiedenen Autoren (z. B. Doms, 1916) gezeigt worden ist, hängt die Entwicklung der äusseren Kiemen bei der Anurenlarve in starkem Masse von den Aufzuchtbedingungen ab, insbesondere vom Sauerstoffgehalt und von der Temperatur des Badewassers. Der in Fig. 20 veranschaulichte Verlauf des Kiemenwachstums und -abbaus stellt daher ein Verhalten dar, das nur bei Einhaltung der von uns gewählten Standardbedingungen reproduzierbar sein wird. Ferner ist zu beachten, dass zur Darstellung des Kiemenverhaltens Messpunkte verwendet werden mussten, die anhand von fixiertem Material gewonnen wurden. Aus Fig. 20 geht

hervor, dass die Länge der äusseren Kieme (Messtrecke V 1) während den ersten 20 pe-Stunden sehr stark zunimmt, um ungefähr im Alter von 36 pe-Stunden einen Maximalwert zu erreichen, der bis in das Alter von ca. 72 pe-Stunden (Larven-Stadium Nr. 7) erhalten bleibt (Zustand der maximalen Ausbildung der äusseren Kiemen). Nach Ueberschreiten dieses Stadiums setzt der Abbau

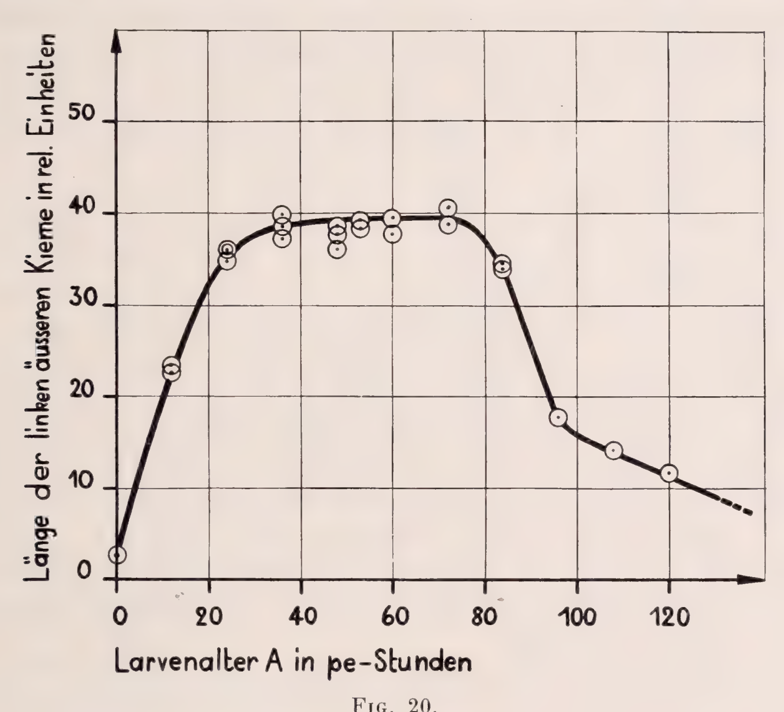


Fig. 20.

Rana temporaria. Wachstum und Abbau der äusseren Kiemen.

der äusseren Kieme ein, um während den folgenden 12 Stunden mit maximaler Intensität zu verlaufen. Im Larvenalter von ungefähr 96 pe-Stunden (Larven-Stadium Nr. 9), d. h. dann, wenn sich das Spirakulum auf der linken Körperseite konstituiert hat, beträgt die Länge der äusseren Kieme nur noch ca. 45% ihres Maximalwertes. Von diesem Zeitpunkt an erfolgt die weitere Reduktion der nun unter den Operkeln verborgenen Reste der äusseren Kiemen mit beträchtlich verringerter Geschwindigkeit, sodass noch in den späten Jungkaulquappen-Stadien dunkel pigmentiere Kiemenreste in der Peribrachialregion nachweisbar sind.

3. *Das Muster der frühlarvalen Normogenese.*

Die verschiedenen Ereignisse der normalen Entwicklung erfolgen stets in einer ganz bestimmten Sukzession, die wir als Normogenese-Muster bezeichnen wollen. Fig. 21 voranschaulicht das Muster der frühlarvalen Normogenese von *Rana temporaria*, das sich bei Einhaltung unserer Standardbedingungen reproduzieren lässt. Eine erste Gruppe von Ereignissen umfasst diejenigen Entwicklungsvorgänge, welche das Zustandekommen der Junglarven-Organisation zur Folge haben. Eine zweite Gruppe von Episoden betrifft jene Entwicklungs- und Abbauvorgänge, die an der Umwandlung der maximal entwickelten Junglarve in die Jungkaulquappe beteiligt sind. Beginn und Verlauf der Kiemenüberwachsung durch die Operkularfalten, Konstitution des Peribranchialraumes und des Atemporus, Abbau der äusseren Kiemen und der Haftdrüsen, Abrundung der Hinterextremitätenknospen etc. Dabei fällt auf, dass der Abbau der äusseren Kiemen erst dann einsetzt, wenn die Operkelüberwachsung bereits beträchtlich fortgeschritten ist. Ferner erkennen wir, dass die linksseitig (Linksseitigkeit bezogen auf Ventrallage des Objektes) erfolgende Operkulation mehr Zeit in Anspruch nimmt als die auf der rechten Körperseite erfolgende Operkelüberwachsung, was offenbar mit der Ausbildung des unpaarigen Spirakulums zusammenhängt. Ausserdem zeigt sich, dass der Abbau der Haftdrüsen erst dann deutlich erkennbar einsetzt, wenn die Reduktion der äusseren Kiemen bereits stürmisch verläuft.

Anhand des in Fig. 21 dargestellten Normogenese-Musters lassen sich drei charakteristische Phasen der frühlarvalen Anurenentwicklung voneinander unterscheiden:

1. Die Junglarvenphase. Sie umfasst die Wachstums- und Differenzierungsvorgänge, die das Zustandekommen der voll ausgebildeten Junglarve zur Folge haben. Bei Einhaltung der Standardbedingungen, die wir der Normentafel zugrundegelegt haben, erstreckt sich die Junglarvenphase über das Altersintervall zwischen der 0. und der 60. pe-Stunde.

2. Die Uebergangsphase ist durch die Entwicklungs- und Abbauvorgänge gekennzeichnet, die zur Umwandlung

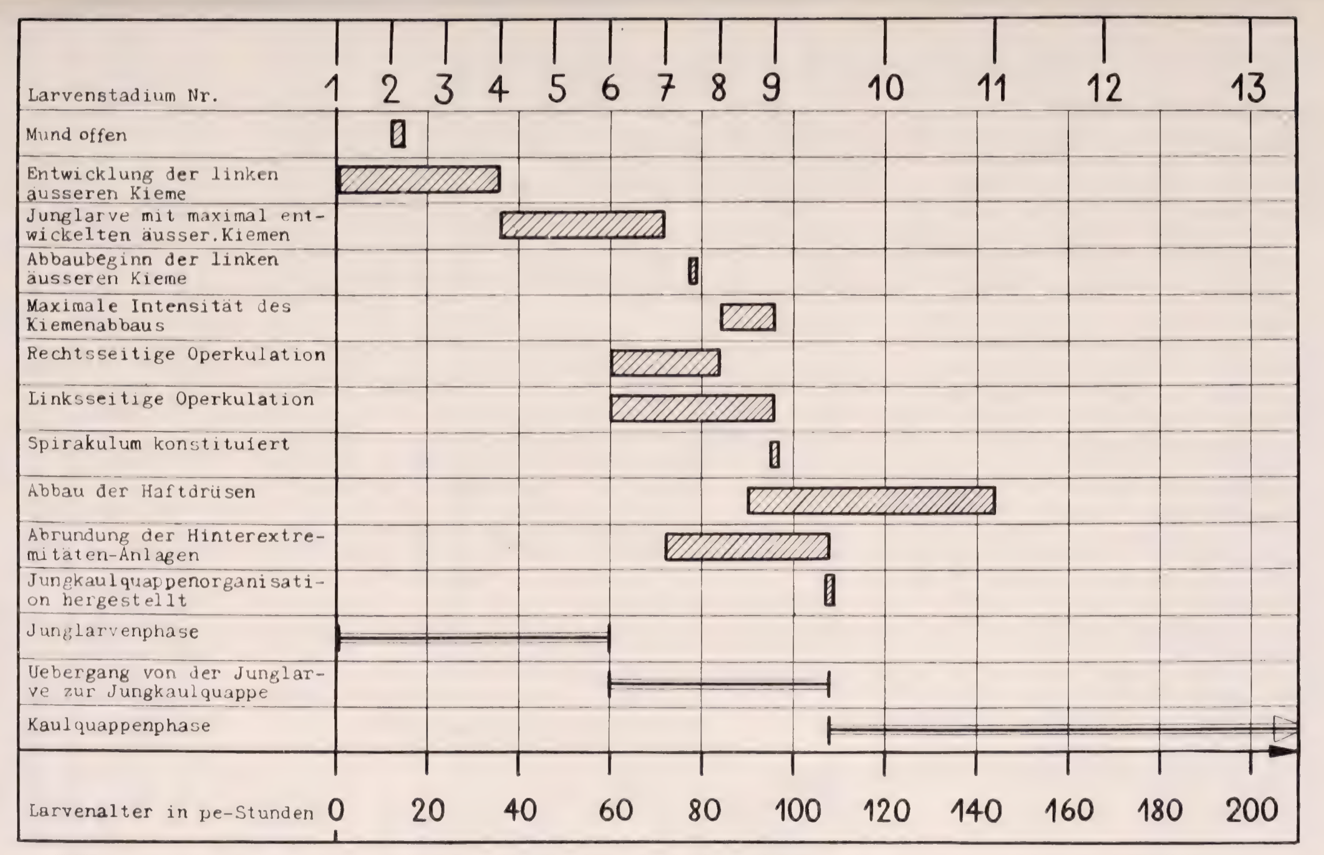


FIG. 21. — *Rana temporaria*. Muster der frühlarvalen Normogenese bei Standard-Aufzuchtbedingungen.

der maximal entwickelten Junglarve in die Jungkaulquappe führen. Die Uebergangsphase erstreckt sich bei Einhaltung unserer Standardbedingungen ungefähr zwischen der 60. und der 108. pe-Stunde.

3. Die Kaulquappenphase („Prämetamorphose-Phase" nach Etkin, 1932) setzt mit dem Zustandekommen der Jungkaulquappen-Organisation ein und erstreckt sich über einen ausgedehnten Abschnitt des larvalen Lebens bis zur beginnenden Prometamorphose, d. h. bis zum Einsetzen des rapiden Hinterextremitäten- und Schilddrüsenwachstums. Die Kaulquappenphase ist durch die langsame und kontinuierliche Entwicklung der Kaulquappenorgane gekennzeichnet.

Bredt (1933) verwendet zur Kennzeichnung der Phase, in der sich die Umwandlung der Junglarve in die Jungkaulquappe vollzieht, den Ausdruck „Prometamorphose". Wir lehnen diese Bezeichnung deshalb ab, weil sie bereits von Etkin (1932-1935) für jene Metamorphosephase vorgeschlagen worden ist, die dem Metamorphose-Klimax der Anuren unmittelbar vorangeht.

Wie bereits von verschiedenen Autoren (Romeis, 1923; Geigy, 1941 *a*, *b*) beobachtet werden konnte, wird die Rückbildung der transitorischen Junglarvenorgane durch Thyroxinbehandlung nicht beeinflusst. In eigenen Thyroxinversuchen, in denen die äusseren Kiemen und Haftdrüsen der Versuchs- und Kontrolltiere fortlaufend ausgemessen wurden, konnte ich mich von der Richtigkeit dieses Befundes überzeugen. Die Rückbildungsprozesse, die während der Umwandlung der Junglarve in die Jungkaulquappe stattfinden, folgen somit einer internen Determination (Geigy, 1941 *b*), in scharfem Gegensatz zu den hormonal kontrollierten Abbauprozessen des Metamorphose-Klimax.

4. *Die Temperaturabhängigkeit der frühlarvalen Normogenese.*

Die Geschwindigkeit, mit der ein bestimmtes Entwicklungsstadium bei Anuren erreicht wird, hängt in artspezifischer Weise von der Temperatur ab (Moore, 1939). Um die Temperaturabhängigkeit der frühlarvalen Normogenese von *Rana temporaria* L. abschätzen zu können, wurden frisch geschlüpfte

Junglarven (LS. 1—2) unter Einhaltung der übrigen Standardbedingungen bei verschiedenen Aussentemperaturen aufgezüchtet und jeweils die Entwicklungszeit bestimmt, die bis zum Erreichen des Larven-Stadiums Nr. 9 (Spirakulum konstituiert: maximaler Durchmesser der Operkularöffnung L 7 = 0,363 mm)

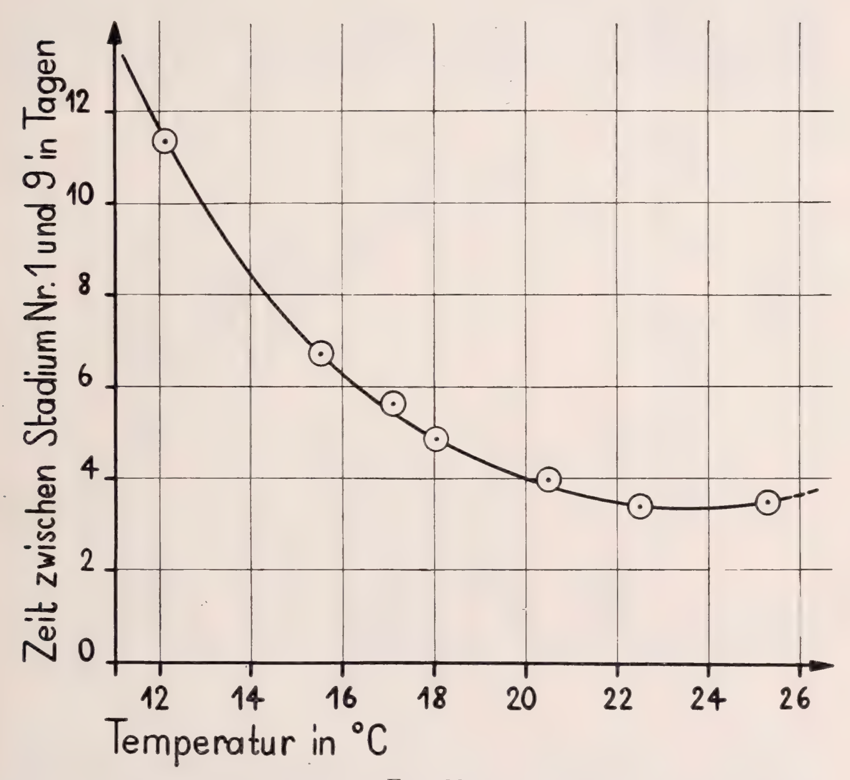


Fig. 22.

Rana temporaria. Temperaturabhängigkeit der frühlarvalen Normogenese.

verstreicht. Fig. 22 stellt den erhaltenen Kurvenverlauf im Temperaturintervall zwischen 12,1° und 25,3° C dar. Mit zunehmender Aussentemperatur nimmt die Entwicklungszeit zunächst exponentiell ab, erreicht bei ungefähr 23° C ein Minimum (Temperaturoptimum der frühlarvalen Normogenese), um dann mit weiterhin ansteigender Temperatur wieder langsam anzuwachsen. Die Analyse der Temperaturabhängigkeit nach der Beziehung von

Arrhenius (siehe Fig. 23) ergibt eine kritische Temperatur von ungefähr $t = 22{,}5°$ C ($1/T = 3{,}384 \cdot 10^{-3}$); denselben Wert liefert die Analyse der Temperaturkurve nach der R. G. T.-Regel von Van't Hoff. Im Temperaturintervall zwischen 12° und 20° C ergibt sich ein konstant bleibender Temperaturkoeffizient vom

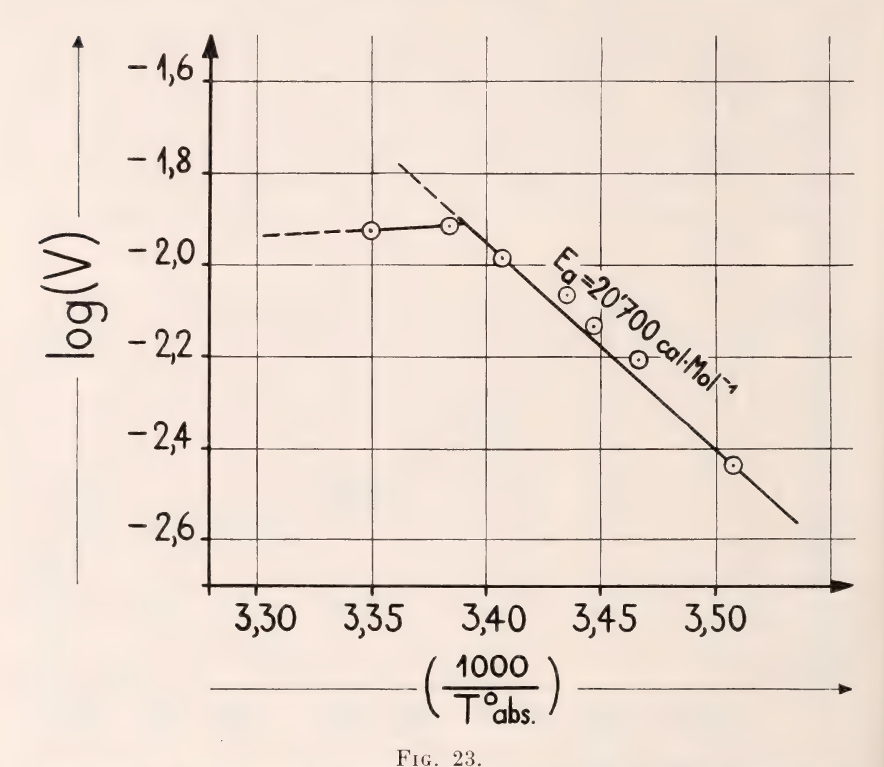


Fig. 23.

Analyse der in Fig. 22 dargestellten Temperaturabhängigkeit nach der Beziehung von Arrhenius (V = „Entwicklungsgeschwindigkeit" = reziproker Wert der Entwicklungszeit, T = absolute Temperatur).

Betrag $Q_{10} = 3{,}5$ resp. eine konstante Aktivierungsenergie von ungefähr $E_a = 21'000$ cal/Mol (genauer Wert: $E_a = 20'700$ cal/Mol). Die an *Rana temporaria* ermittelte Aktivierungsenergie der frühlarvalen Normogenese weicht auffallenderweise nicht sehr stark vom Wert $E_a = 24'000$ cal/Mol ab, den Atlas (1935) im entsprechenden Temperaturintervall zwischen 10° und 20° C an Embryonal- und Larvenstadien von *Rana pipiens* ermittelt hat.

C. Der normogenetische Bereitschaftsbeginn.

1. *Beginn und Verlauf der Thyroxin-Frühmetamorphose.*

Verschiedene Autoren haben das Entwicklungsstadium festzuhalten versucht, in dem sich die Reaktionsfähigkeit auf das Schilddrüsenhormon in der Anurenlarve etabliert. Champy (1922), Romeis (1923), Kosmin und Resnitschenko (1927), Bredt (1933), Geigy (1941 *a*, *b*) und Roth (1945) gelangten zur Auffassung, dass

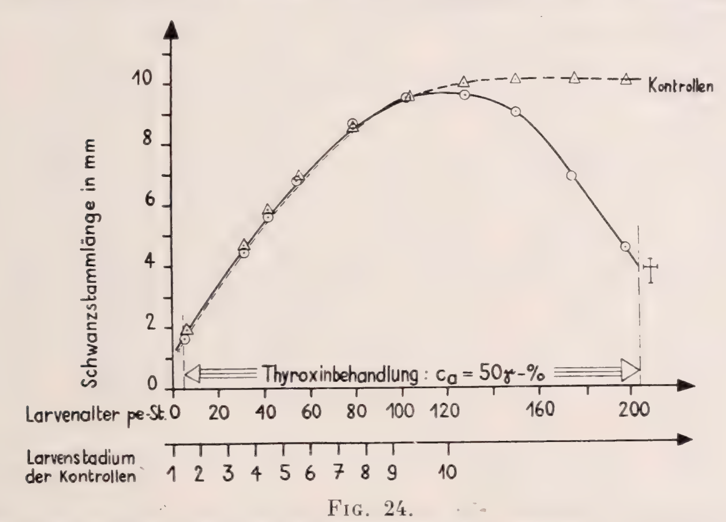


Fig. 24.

Unbeeinflussbarkeit des Längenwachstums der zentralen Schwanzpartie während der Junglarven- und Uebergangsphase durch Thyroxin-Dauereinwirkung auf frisch geschlüpfte Junglarven von *Rana temporaria*.

sich der Einfluss des Schilddrüsenhormons erst dann morphologisch erkennbar auswirken kann, wenn sich die Operkeln konstituiert und die Hinterextremitätenanlagen abgerundet haben. Die zitierten Autoren beobachteten übereinstimmend, dass Embryonalentwicklung, Junglarvenentwicklung und -Umwandlung durch Einwirkung von Schilddrüsenstoffen (Jodothyrin, Thyroxin etc.) nicht beeinflusst werden können. Dieser Befund steht in völliger Uebereinstimmung mit den eigenen Versuchsergebnissen. Wie aus Fig. 24 hervorgeht, übt das in stärkerer Konzentration auf die Versuchstiere einwirkende Thyroxin bis zum Erreichen des Jungkaulquappenstadiums nicht den geringsten Einfluss auf das Längenwachstum der zentralen Schwanzpartie aus.

Die morphogenetischen Auswirkungen frühzeitig begonnener Schilddrüsenbehandlung bestehen nicht allein in der Entwicklungsbeschleunigung jener Anlagebezirke, aus denen normalerweise die adulten Organe (Extremitäten, Zunge) hervorgehen, und im Abbau transitorischer Körperteile (Ruderschwanz, Mundbewaffnung etc.), sondern sie umfassen auch Umgestaltungsvorgänge an larvoadulten Körperterritorien (z. B. Spiraldarm). Die Gesamtheit dieser frühest möglichen Metamorphose-Reaktionen, die sich nach einer auf embryonaler oder frühlarvaler Entwicklungsstufe einsetzenden Schilddrüsenbehandlung im Verlauf der nachfolgenden Entwicklung sukzessive an den auf den Thyroxinreiz ansprechenden Körperterritorien der Anurenlarve abzuzeichnen beginnen, wollen wir als Thyroxin-Frühmetamorphose charakterisieren.

Fig. 25 veranschaulicht das Reaktionsmuster der Thyroxin-Frühmetamorphose, das sich dann ergibt, wenn frisch geschlüpfte Junglarven von *Rana temporaria* (Larven-Stadium Nr. 1) unter dem konstanten Einfluss der Thyroxin-Aussenkonzentration $c_a = 1 : 2'000'000$ (= 50 γ-%) aufgezüchtet werden. Der Frühmetamorphose-Start der Körperbereiche A, B, C, E, F, G, H und J ist in der Darstellung durch Pfeile markiert und bezieht sich auf die folgenden Reaktionskriterien:

1. Dorsaler und ventraler Flossensaum ($d = 1{,}65$ mm auf der Schwanzlängsaxe) . . . . $r_R = 0{,}2$
2. Mediane und laterale Partie der Unterlippe . . . . . . $r_R = 0{,}2$
3. Schwanzstamm . . . . $r_R = 0{,}1$
4. Linkes Operkulum . . . . $q_R = 2{,}0$
5. Hinterextremitätenanlagen . . . . $w_R = 0{,}3$
6. Oberer Hornkiefer: Thyroxinbedingte Defekte an der medianen Oberkieferbehornung bei allen Individuen deutlich erkennbar.

Anhand der Darstellung erkennen wir, dass sich die ersten Frühmetamorphose-Reaktionen ungefähr gleichzeitig an den papillenförmigen Hinterextremitätenanlagen (A), der medianen Partie der Unterlippe (B) und am oberen Hornkiefer (C) abzuzeichnen beginnen, und zwar gerade ungefähr dann, wenn die Kontrolltiere das Stadium der typischen Jungkaulquappe (Larven-Stadium Nr. 10) erreichen; die kaum richtig zur Ausbildung gelangten Hornschichten und Hornzähnchen des Oberkiefers weisen in diesem Zeitpunkt bereits deutlich erkennbare Defekte auf; nach weiteren 12 Stunden ist ihre vollkommene Abstossung spätestens vollzogen.

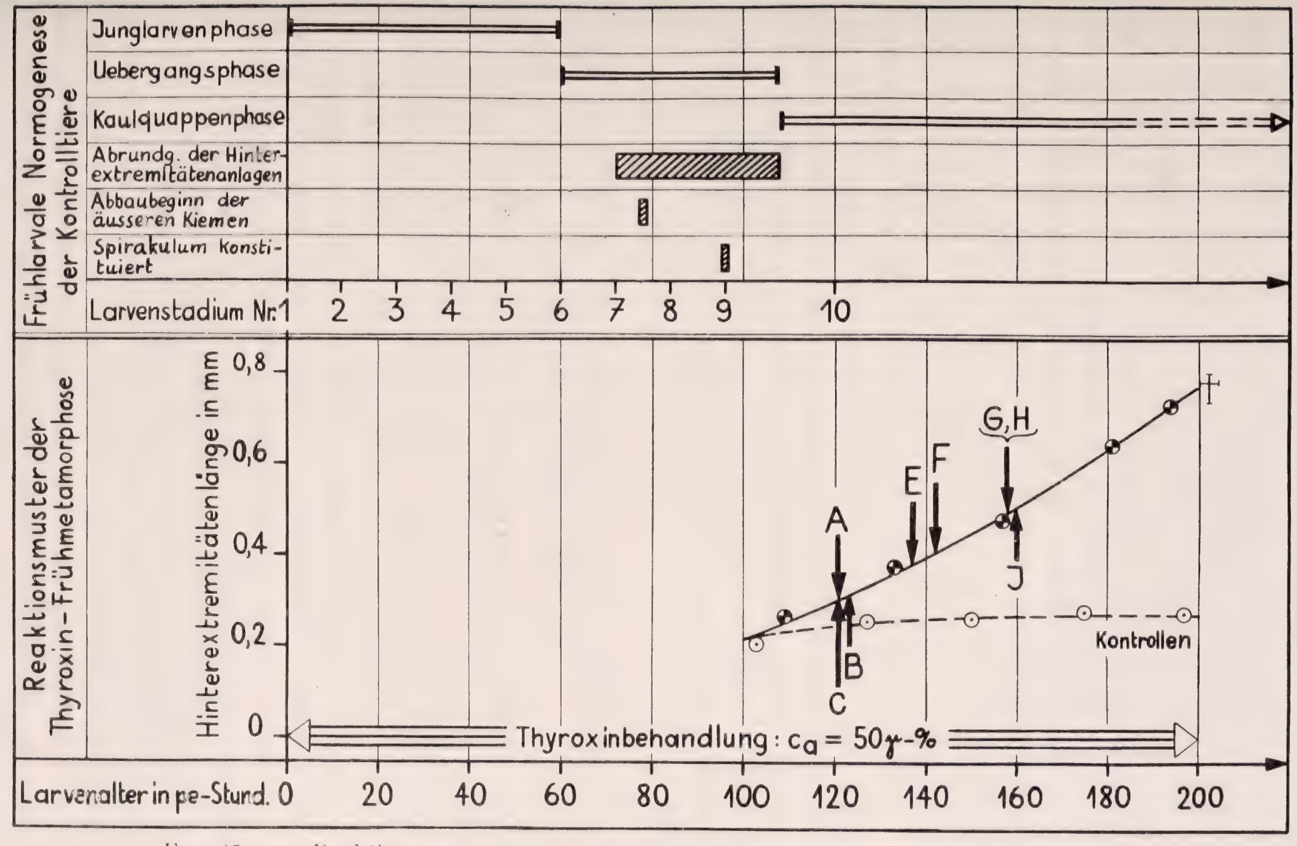


FIG. 25. — Reaktionsmuster der Thyroxin-Frühmetamorphose von *Rana temporaria.*

Kurz nach dem Auftreten dieser ersten Metamorphosesymptome setzt die Reduktion des ventralen (E) und etwas später diejenige des dorsalen Flossensaumes (F) deutlich erkennbar ein. Zuletzt erfolgt die intensive Rückbildung der lateralen Unterlippenpartien (G), die Einschmelzung des linken Operkulums (H) und Bildung des Operkularfensters und praktisch gleichzeitig die intensive Reduktion des Schwanzstammes (J).

Das Reaktionsmuster der Thyroxin-Frühmetamorphose weicht in spezifischer Weise vom Reaktionsmuster jüngerer Kaulquappen ab. Charakteristisch für die Thyroxin-Frühmetamorphose ist die relativ frühzeitig einsetzende Abstossung der Kieferbehornung. Während die Abstossung der Hornschichten und Hornzähnchen in der Thyroxin-Frühmetamorphose gleichzeitig mit der deutlich erkennbar werdenden Entwicklungsbeschleunigung der Hinterextremitätenknospen einsetzt, kommt sie bei jüngeren und mittleren Kaulquappen stets erst einige Zeit nach dem Einsetzen der Hinterextremitäten-Reaktion in Gang, und zwar ungefähr dann, wenn die Reduktion des Flossensaumes sich deutlich abzuzeichnen beginnt.

2. *Vorstellungen über das Zustandekommen der Frühbereitschaft des Metamorphose-Reaktionssystems.*

Die mitgeteilten experimentellen Befunde gestatten uns lediglich eine grobe Abschätzung des Zeitpunktes, in dem sich die Reaktionsbereitschaft gegenüber dem Schilddrüsenreiz in der Anurenlarve etabliert. Die Tatsache, dass sich die ersten sichtbaren Auswirkungen einer frühzeitig erfolgenden Schilddrüsenbehandlung vom Jungkaulquappen-Stadium an an den verschiedenen Organen und Organanlagen abzuzeichnen beginnen, zeigt jedenfalls, dass sich in diesem Entwicklungsstadium gewisse Körperterritorien in reaktionsfähigem Zustand befinden. Sie sagt aber, wie nun im Folgenden dargelegt werden soll, nichts darüber aus, wann sich der Bereitschaftszustand in diesen Körperterritorien tatsächlich konstituiert hat. Wir schliessen wohl dann mit Recht auf das Einsetzen des Bereitschaftszustandes, wenn sich nach frühzeitig begonnener und eventuell andauernd fortgesetzter Thyroxinbehandlung im Verlaufe der weiteren Larvenentwicklung die ersten Antworten des Reaktionssystems auf den Thyroxinreiz einstellen. Diese ersten

Auswirkungen frühzeitig begonnener Thyroxinbehandlung sind aber offenbar morphologisch nicht erkennbar, denn wir wissen auf Grund von Erfahrungen an reaktionsbereiten Larven (siehe Abschnitt II), dass die primären Thyroxinwirkungen chemischer und physikalisch-chemischer Natur sind und als solche dem beobachtenden Auge verborgen bleiben. Die sichtbaren Metamorphose-Reaktionen setzen ja bei Thyroxinbehandlung reaktionsbereiter Kaulquappen immer erst nach Ablauf einer bestimmten, relativ langandauernden Latenzzeit (Vorbereitungsphase) ein. Da sich nun nach Thyroxinbehandlung früher Entwicklungsstadien (Embryonen und Junglarven) die sichtbaren Metamorphosesymptome frühestens im Jungkaulquappen-Stadium einstellen, folgern wir, dass das Thyroxin seine primären, unsichtbaren Wirkungen schon vor Erreichen dieses Stadiums auszuüben beginnt. Die Reaktionsbereitschaft gegenüber den Schilddrüsenstoffen etabliert sich also offenbar in einem Entwicklungsstadium, das demjenigen der Jungkaulquappe vorangeht, vielleicht während der Operkelüberwachsung (Witschi, 1942) oder eventuell noch früher.

Während einerseits die obere Grenze des normogenetischen Bereitschaftsbeginns verschiedener Anlagebezirke durch das Stadium der Jungkaulquappe repräsentiert wird, steht andererseits ausser Zweifel, dass dem Metamorphose-Reaktionssystem der Anurenlarve eine untere Altersgrenze seiner Frühbereitschaft gesetzt ist. Allen (1932) vertritt in einer seiner Untersuchungen über die experimentelle Anurenmetamorphose die Auffassung, dass sich der Einfluss des Thyroxins schon im Schwanzknospenstadium geltend machen kann, sagt er doch selbst bei der Zusammenfassung seiner Versuchsergebnisse: „The influence of thyroxin is proportional to the age of the tadpole, being slight in the young periods beginning with tail bud stage and becoming far more pronounced in the period of 20 mm total length". Verschiedene experimentelle Befunde sprechen hingegen dafür, dass die zur Thyroxinempfindlichkeit determinierten Anlagebezirke des Anurenembryos noch nicht auf den Schilddrüsenreiz anzusprechen vermögen. Bei den Versuchen, in denen verschiedene Embryonal- und Junglarvenstadien von *Rana temporaria* einer kurzfristigen Schilddrüsenbehandlung unterzogen wurden, fiel ja Romeis (1923) auf, „dass der Zeitpunkt, zu dem die Folgeerscheinungen der Jodothyrinbehand-

lung erkennbar werden, bei allen, ob nun die Behandlung frühzeitig oder spät erfolgte, ziemlich übereinstimmt" und zwar nach Schwinden der äusseren Kiemen. ROMEIS schliesst aus diesem Befund, dass die in den Embryo eindringenden Schilddrüsenstoffe noch keinen spezifischen Einfluss auf diese frühen Entwicklungsstadien auszuüben vermögen, dass sie aber im sich weiterentwickelnden Organismus in latenter Form vorhanden bleiben und erst dann morphogenetische Wirkungen zu entfalten beginnen, wenn die Larven in ein Alter gelangen, in dem sie für den Schilddrüsenreiz empfindlich werden.

Vom Wunsche geleitet, die Frage nach dem Zustandekommen der Frühbereitschaft des Metamorphose-Reaktionssystems abzuklären und ein zeitliches Anlagemuster der Reaktionsbereitschaft zu entwerfen, wurde eine quantitative Methode zur Bestimmung des normogenetischen Bereitschaftsbeginns entwickelt und ausgearbeitet. Da die den Bereitschaftsbeginn anzeigenden Primärwirkungen des Thyroxins sich äusserlich nicht manifestieren, kann uns nur eine indirekte Bestimmungsmethode Erfolg versprechen. Lassen wir unter konstant bleibenden Versuchsbedingungen stets dieselbe Thyroxindosis auf verschieden alte Embryonen, Junglarven und Jungkaulquappen einwirken, so beginnen sich die verschiedenen Metamorphose-Reaktionen erst von jeweils ganz bestimmten Zeitpunkten an an den auf den Thyroxinreiz ansprechenden Körperterritorien der Versuchstiere abzuzeichnen. Bestimmen wir für jeden (einem jeweils bestimmten Behandlungsbeginn entsprechenden) Versuchsansatz die Latenzzeit (L), die zwischen dem Einwirkungsbeginn (A_e) und dem regionalen Metamorphose-Start verstreicht, und tragen wir diese in einem Koordinatensystem in Abhängigkeit vom Behandlungsbeginn auf, so erhalten wir den empirischen Verlauf der Abhängigkeit zwischen Einwirkungsbeginn und Latenzzeit [$L = f(A_e)$]. In den nachfolgenden Abhandlungen soll gezeigt werden, dass uns diese Abhängigkeit — die wir inskünftig kurz als die A_e, L-Beziehung bezeichnen wollen — eine quantitative Bestimmung des normogenetischen Bereitschaftsbeginns bei Anurenlarven ermöglicht.

3. *Der regionale Ablauf des Metamorphose-Induktionsvorganges bei Thyroxineinwirkung auf noch nicht reaktionsbereite Entwicklungsstadien von Anurenkeimen und -larven.*

Die Ableitung der A_e, L-Beziehung erfordert eine eingehende Betrachtung des Induktionsvorganges in Anurenkeimen oder -larven, denen schon vor dem Zustandekommen des Bereitschaftszustandes eine Thyroxinbehandlung zuteil geworden ist.

Bevor wir uns der Analyse des Induktionsvorganges zuwenden, müssen wir abklären, ob das Thyroxin vom Embryo oder von der Junglarve überhaupt aufgenommen wird. ROMEIS (1923) behandelte Embryonen von *Rana temporaria* während 24 Stunden mit Jodothyrin und MERCK'schen Thyreoidea-Tabletten (entfettete Schilddrüsensubstanz). Die einmalige Einwirkung von Jodothyrin (0,4 gr/400 ccm Wasser), die vom Gastrula- bis zum Neurulastadium währte, verursachte im Verlaufe der weiteren Entwicklung das Auftreten der für die Schilddrüsenfütterung charakteristischen Symptome, während die gleichzeitige Behandlung der Embryonen mit einer Aufschwemmung von MERCK'schen Thyreoidea-Tabletten in der verwendeten Konzentration zu keinen wesentlichen Folgeerscheinungen führte. ROMEIS schliesst daraus, dass die Embryonen nicht imstande sind, hochkolloidale Eiweisslösungen aufzunehmen, während dialysierende Substanzen wie das Jodothyrin oder das Thyroxin ihre als semipermeable Membran wirkende Körperoberfläche leicht durchdringen können.

Dass die Junglarven imstande sind, Thyroxin aus ihrer Badeflüssigkeit aufzunehmen, konnte neuerdings von GEIGY[1] mit Hilfe einer anderen Methodik bestätigt werden. Dieser Autor hielt Junglarven in Thyroxinlösungen und verfütterte sie anschliessend an mittlere Kaulquappen. Durch die Verfütterung der mit Thyroxin „aufgeladenen" Junglarven wurden die Kaulquappen in der Folge zu rascher Metamorphose veranlasst.

Wir betrachten zunächst einen ersten Spezialfall der Thyroxinbehandlung früher Entwicklungsstadien, der sich unter folgenden Voraussetzungen ergibt: 1. Die Thyroxineinwirkung erfolge in der Form eines Dauerbades bei periodischer Erneuerung der Badeflüssigkeit; 2. die applizierte Thyroxinkonzentration weise einen

[1] Nach mündlicher Mitteilung

konstant bleibenden und überschwelligen Betrag auf. Diesem ersten Spezialfall kann ein theoretisches Schema [1] zugrundegelegt werden, das in Fig. 26 zur Darstellung gelangt. Auf der Abszissenachse ist das Alter (A) aufgetragen, auf der Ordinatenaxe I die Thyroxinkonzentration (*c*), auf der Ordinatenachse II die lineare Abmessung (X) eines zur Thyroxinempfindlichkeit determinierten transitorischen Organs. Die Reaktionsbereitschaft dieses Organs etabliere sich in den Versuchs- und Kontrolltieren im Alter A_b

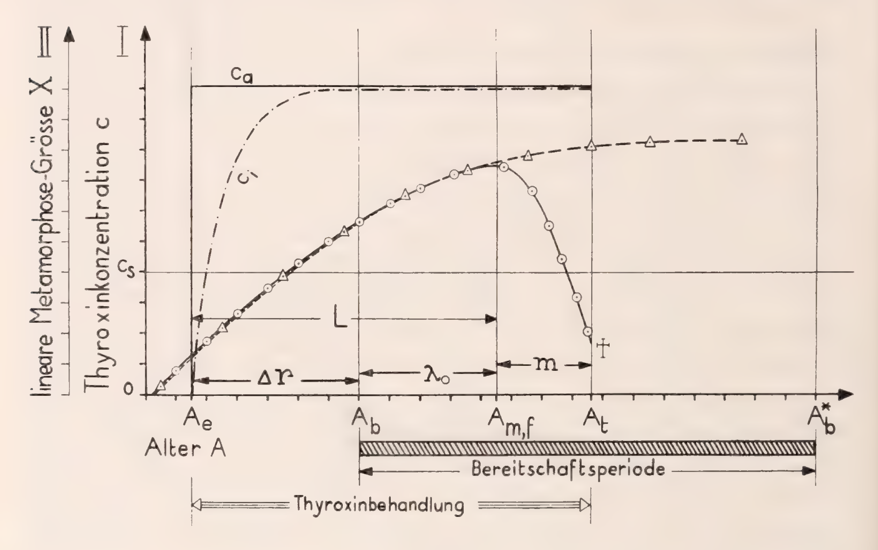


FIG. 26.

Theoretisches Schema der Auslösung der Frühmetamorphose-Reaktionen durch Thyroxin-Dauereinwirkung auf Anurenkeime und -Junglarven (Spezialfall I). Behandelte Individuen = ⊙, Kontrollen = △, L = regionale Latenzzeit, übrige Legende im Text.

(normogenetischer Bereitschaftsbeginn) und bleibe bei den Kontrolltieren bis in das Alter A_b^* (normogenetisches Bereitschaftsende) erhalten.

Die Thyroxinbehandlung setzt lange vor dem Zustandekommen der Reaktionsbereitschaft im Zeitpunkt A_e (Einwirkungs- oder Behandlungsbeginn) ein und dauert entsprechend Voraussetzung (1) bis zum Versuchsende im Alter A_t. Das Thyroxin beginnt sofort nach Behandlungsbeginn in den Körper des Embryos oder der

[1] Vergl. J. NEEDHAM, Biochemistry and morphogenesis, Cambridge, 1942, Abschnitt 2.15, Teil II, S. 117-118.

Junglarve einzudringen und schon nach kurzer Zeit in metamorphosewirksamer Dosis auf die Gewebe einzuwirken. Infolge der Thyroxinaufnahme durch die Larven wird sich die Thyroxin-Aussenkonzentration (c_a) etwas erniedrigen. Da die Dauerbehandlung unter periodischer Erneuerung der Badeflüssigkeit erfolgt, wird der durch die Aufnahme verursachte Thyroxinverlust der Aussenlösung kompensiert, sodass die Larven während der gesamten Versuchsdauer unter der Wirkung einer praktisch konstant bleibenden Thyroxin-Aussenkonzentration stehen, deren Betrag gleich demjenigen der verabreichten Konzentration ist. Die Thyroxin-Innenkonzentration (c_i) wird infolge der Voraussetzungen (1) und (2) mit zunehmender Behandlungszeit stetig ansteigen und im Falle passiver Penetration des Thyroxins nach theoretisch unendlich langer, praktisch aber schon nach relativ kurzer Versuchszeit den Betrag der Thyroxin-Aussenkonzentration annehmen (Permeationsgleichgewicht).

Obschon das Thyroxin in den Körper des Embryos und der Junglarve eindringen kann und offenbar bereits kurze Zeit nach Behandlungsbeginn in überschwelliger Konzentration auf deren Gewebe einzuwirken beginnt, vermag es auf die zur Reaktionsbereitschaft heranreifenden Anlagebezirke noch keinen Einfluss auszuüben. Das Längenwachstum des transitorischen Organs erfolgt daher bis zum Erreichen eines bestimmten Alters synchron bei Versuchs- und Kontrolltieren. Der Einfluss der Thyroxinbehandlung beginnt sich erst im Alter A_b, in dem sich die Reaktionsbereitschaft eben etabliert hat, am transitorischen Organ auszuwirken. Da sowohl Thyroxin-Aussen- als auch Thyroxin-Innenkonzentration infolge der periodischen Erneuerung der Badeflüssigkeit beim Einsetzen des Bereitschaftszustandes überschwellige Beträge aufweisen und während der nachfolgenden Versuchszeit beibehalten, erfolgen die unter dem direkten Einfluss des Thyroxins im transitorischen Organ bei Bereitschaftsbeginn in Gang gesetzten chemischen und physikalisch-chemischen Prozesse mit jener Intensität, die das Zustandekommen einer sichtbaren Induktionswirkung am Erfolgsorgan gewährleistet. Die zunächst unsichtbaren Auswirkungen des Thyroxins erzwingen in den Geweben des transitorischen Organs eine Verschiebung des Stoffwechselschwerpunktes von der Assimilation zur Dissimilation. Entsprechend dem Verhalten, das wir bei älteren, in reaktionsfähigem Zustande zur

Thyroxinbehandlung gelangenden Entwicklungsstadien beobachtet haben (siehe Abschnitt II), erfolgt diese Verlagerung des Stoffwechselschwerpunktes offenbar nur sehr langsam. Versuchs- und Kontrolltiere zeigen daher noch während einiger Zeit nach Erlangung der Reaktionsbereitschaft resp. nach Einsetzen der Frühreaktion synchrones Längenwachstum. Allmählich aber beginnt sich die Frühreaktion in einer Wachstumshemmung sichtbar abzuzeichnen, die schliesslich zu Wachstumsstillstand führt, um im Alter $A_{m, f}$ (regionaler Frühmetamorphose-Start) in die intensive Rückbildung des transitorischen Organs überzugehen.

Setzt die Thyroxinbehandlung vor dem Zustandekommen der Reaktionsbereitschaft ein und erfolgt sie in der Form eines periodisch erneuerten Dauerbades von überschwelliger Thyroxinkonzentration, so lässt der regionale Ablauf des Metamorphose-Induktionsvorganges stets drei charakteristische Phasen (siehe Fig. 26) voneinander unterscheiden:

1. Die Reifungsphase ($\triangle r$), die gleich der Behandlungsphase ist, in der die zur Thyroxinempfindlichkeit determinierte Körperpartie zur Reaktionsbereitschaft heranreift. Die Reifungsphase ist somit gleich der Dauer zwischen dem Behandlungsbeginn (A_e) und dem Bereitschaftsbeginn (A_b).

2. Die „Vorbereitungsphase bei Bereitschaftsbeginn“ (λ_o) ist gleich der Behandlungsphase zwischen dem Primärerfolg des Thyroxinreizes bei Bereitschaftsbeginn (A_b) und dem regionalen Frühmetamorphose-Start ($A_{m, f}$).

3. Die Phase der Frühmetamorphose-Reaktion (m) ist gleich der Behandlungsphase zwischen dem regionalen Frühmetamorphose-Start ($A_{m, f}$) und dem katastrophalen Abbruch des Reaktionsablaufes durch das vorzeitige Eingehen der Versuchstiere (A_t).

Wir betrachten ferner einen zweiten Spezialfall der Thyroxinbehandlung noch nicht reaktionsfähiger Entwicklungsstadien, der sich unter den folgenden Voraussetzungen ergibt: 1. Die Thyroxineinwirkung erfolge in der Form eines kurzfristigen Bades, das periodisch erneuert und noch vor dem Zustandekommen der Reaktions-

bereitschaft aufgehoben werde. 2. Die applizierte Thyroxinkonzentration weise einen konstant bleibenden und überschwelligen Betrag auf. 3. Nach Beendigung der Thyroxinbehandlung werde die Versuchslösung fortlaufend in regelmässigen Zeitabständen durch eine reine, thyroxinfreie Versuchslösung ersetzt. In den Fig. 27/28 gelangt dieser Spezialfall in schematisierter Form zur Darstellung. Es gelten dabei dieselben Bezeichnungen wie die in Fig. 26 verwendeten. Die Thyroxineinwirkung beginnt im Zeitpunkt A_e und

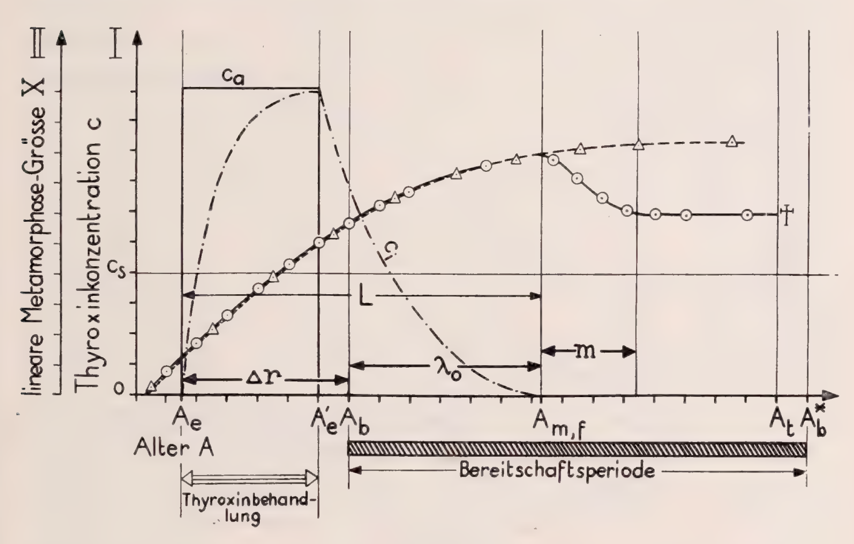


FIG. 27.

Theoretisches Schema der Auslösung der Frühmetamorphose-Reaktionen durch kurzfristige Thyroxinbehandlung von Anurenkeimen und -Junglarven (Spezialfall II *a*). Legende do. Fig. 26.

wird im Alter A'_e, d. h. entsprechend Voraussetzung (1) einige Zeit vor Bereitschaftsbeginn sistiert. Da während der Behandlungsphase eine periodische Erneuerung der Badeflüssigkeit erfolgt, bleibt die auf die Larven einwirkende Thyroxinkonzentration während dieser Zeit eine praktisch konstante und überschwellige. Im Zeitpunkt A'_e wird die thyroxinhaltige Badeflüssigkeit durch eine thyroxinfreie Versuchslösung ersetzt. Dadurch entsteht plötzlich ein ausgesprochener Konzentrationsunterschied zwischen Thyroxin-Aussen- und Thyroxin-Innenlösung. Dieser bewirkt, dass ein Teil des während der Behandlungsphase von den Versuchstieren aufgenommenen Thyroxins aus diesen in die Badeflüssigkeit abdiffundiert.

Die Folge davon ist eine stetige Abnahme der Thyroxin-Innenkonzentration c_i vom Zeitpunkt A'_e an. Die Geschwindigkeit, mit der der Thyroxingehalt in den Geweben abnimmt, kann durch einen unter Umständen stattfindenden Verbrauch des Thyroxins im Stoffwechsel der Larven noch gefördert werden. Da die Aussenlösung vom Abbruch der Behandlung an fortlaufend durch eine thyroxinfreie Versuchslösung ersetzt wird, weist die Thyroxin-Aussenkonzentration c_a von A'_e an praktisch den Betrag Null auf.

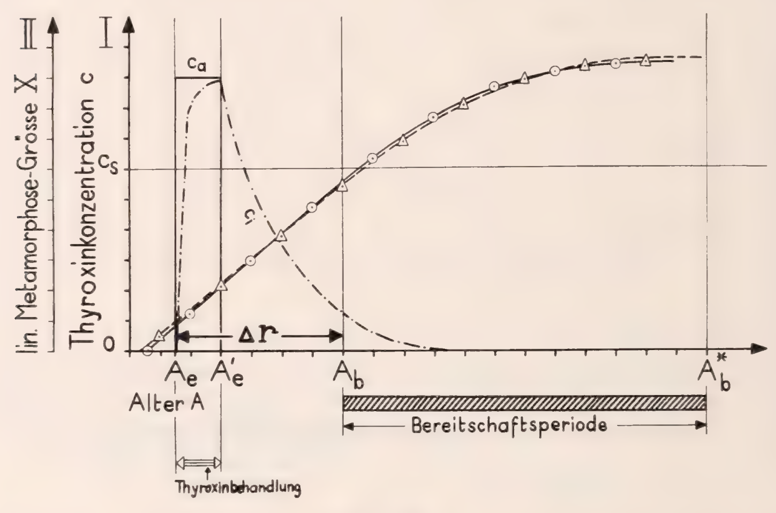


FIG. 28.

Theoretisches Schema der Auslösung der Frühmetamorphose-Reaktionen durch kurzfristige Thyroxinbehandlung von Anurenkeimen und -Junglarven (Spezialfall II *b*). Legende do. Fig. 26.

Je nach den speziellen Versuchsbedingungen kann nun einerseits der in Fig. 27 zur Darstellung gelangende Fall eintreten, dass die Thyroxin-Innenkonzentration noch während kürzerer Zeit nach dem Zustandekommen der Reaktionsbereitschaft einen überschwelligen Betrag aufweist. Die unter dem direkten Einfluss des im Körperinnern angereicherten Thyroxins bei Bereitschaftsbeginn in Gang kommenden vorbereitenden Umwandlungen verlieren aber infolge der kontinuierlichen Verminderung der Thyroxin-Innenkonzentration mit zunehmender Versuchszeit merklich an Intensität. In der Folge setzt die Frühreaktion wohl ein, bricht aber, da die Thyroxin-Innenkonzentration inzwischen auf Null abge-

sunken ist und eine neuerliche Thyroxinzufuhr von aussen her ausbleibt, bereits nach einiger Zeit ab und das transitorische Organ bleibt in der Folge bis zum Eingehen der Versuchstiere im Zustande teilweiser Rückbildung stehen (Auftreten einer regionalen Teilmetamorphose). Bei geeigneter Wahl des Behandlungsbeginns, der applizierten Thyroxinkonzentration und der Behandlungsdauer kann andererseits der in Fig. 28 zur Darstellung gelangende Fall eintreten, dass die Thyroxin-Innenkonzentration beim Einsetzen des Bereitschaftszustandes nur noch einen unterschwelligen Betrag aufweist. Da aber unterschwellige Thyroxin-Innenkonzentrationen nicht imstande sind, sichtbare Induktionswirkungen am Erfolgsorgan zu erzeugen, setzt die Rückbildung des transitorischen Organs nicht ein und dasselbe entwickelt sich in der Folge synchron mit demjenigen der Kontrolltiere. Dieser Extremfall wird bei der Applikation derselben Thyroxindosis umso eher eintreten, je früher die Einwirkung erfolgt, d. h. je jüngere Entwicklungsstadien unter den kurzfristigen Einfluss einer bestimmten Thyroxin-Aussenkonzentration gelangen. Er wird bei konstanter Thyroxindosis und konstantem Behandlungsbeginn ferner in erster Linie für die thyroxin-unempfindlicheren Körperbereiche (Schwanzstamm, Operkulum, Hornkiefer, innerer Kiemenapparat) zu erwarten sein.

Diese theoretischen Ueberlegungen können im Experiment überprüft werden. Unterwerfen wir frisch geschlüpfte Junglarven von *Rana temporaria*, von denen anzunehmen ist, dass sie sich noch nicht in reaktionsfähigem Zustand befinden, einer Dauerbehandlung durch die Thyroxin-Aussenkonzentration 1 : 5'000'000 (=20 γ-%), so beginnen sich vom Jungkaulquappen-Stadium an an Mundbewaffnung, linkem Operkulum, Ruderschwanz, Darm und Extremitätenanlagen deutliche Metamorphosesymptome abzuzeichnen. Wird die Behandlung hingegen schon im Stadium der Junglarve mit maximal entwickelten äusseren Kiemen abgebrochen, so wirkt sich der Einfluss der Thyroxinbehandlung lediglich in einer geringfügigen Entwicklungsbeschleunigung der Hinterextremitätenanlagen aus. Mundbewaffnung, Schwanzstamm, Flossensaum, Spiraldarm etc. bleiben von der Thyroxinbehandlung äusserlich vollkommen unberührt und ihr Wachstum erfolgt synchron mit demjenigen der Kontrollen. Es entwickeln sich in der Folge aus den Versuchstieren normal-strukturierte Kaulquappen.

die nach mehreren Wochen synchron mit den Kontrollen eine normale Metamorphose durchlaufen. Andererseits lassen sich — wie aus den Versuchen von ROMEIS (1923) hervorgeht — bei geeigneter Wahl der Versuchsbedingungen schon durch einmalige, 24 Stunden dauernde massive Einwirkung von Jodothyrin (Jodothyrinkonzentration $c_a = 1:1000$) auf Embryonalstadien von *Rana temporaria* deutliche Metamorphosesymptome im Verlauf der nachfolgenden Larvenentwicklung an den thyroxinempfindlicheren Körperbereichen erzeugen; und zwar treten sie in Uebereinstimmung mit unseren theoretischen Folgerungen umso ausgesprochener in Erscheinung, je älter die zur kurzfristigen Schilddrüsenbehandlung gelangenden Embryonen und Junglarven sind.

Zusammenfassend ergibt sich: Erfolgt die Thyroxinbehandlung noch nicht reaktionsbereiter Embryonal- und Larvenstadien durch eine dauernd einwirkende und überschwellige Thyroxin-Aussenkonzentration, so sind nach dem Erreichen des Jungkaulquappen-Stadiums makroskopisch erkennbare Reaktionen an allen auf den Thyroxinreiz ansprechenden Körperbereichen zu erwarten. Erfolgt hingegen die Behandlung vor Bereitschaftsbeginn in der Form eines kurzfristigen Thyroxinbades von überschwelliger Thyroxinkonzentration, so hängt es in starkem Masse vom Einwirkungsbeginn, von der Behandlungsdauer und vom Betrag der applizierten Thyroxinkonzentration ab, ob sich im Verlauf der nachfolgenden Larvenentwicklung an sämtlichen Erfolgsorganen des Schilddrüsenhormons sichtbare Auswirkungen der Thyroxinbehandlung einstellen oder nicht.

4. *Die hypothetische Abhängigkeit zwischen Einwirkungbeginn und Latenzzeit.*

Die A_e, L-Abhängigkeit nimmt dann eine besonders übersichtliche und der mathematischen Analyse leicht zugängliche Form an, wenn die Versuchstiere bei definierten Aufzuchtbedingungen unter

dem dauernden Einfluss einer bestimmten Thyroxin-Aussenkonzentration zu Metamorphose-Reaktionen veranlasst werden.

Setzt die Thyroxinbehandlung junger Anurenlarven vor dem Zustandekommen der Reaktionsbereitschaft ein und erfolgt sie in der Form eines Dauerbades von überschwelliger Thyroxin-Aussenkonzentration, so unterteilt sich der Induktionsvorgang stets in Reifungs-, Vorbereitungs- und Metamorphose-Reaktionsphase. Erfolgt hingegen die Thyroxineinwirkung auf reaktionsbereite Larvenstadien, so verschwindet die Reifungsphase und der Induktionsvorgang reduziert sich auf Vorbereitungs- und Metamorphose-Reaktionsphase.

Infolge dieses Unterschiedes im Ablauf des Induktionsvorganges bei reaktionsbereiten und noch nicht reaktionsbereiten Behandlungsstadien ist zu erwarten, dass die A_e, L-Abhängigkeit in den beiden Altersabschnitten vor und nach dem normogenetischen Bereitschaftsbeginn verschiedene Gestalt annimmt. Bei der Ableitung dieser Abhängigkeit werden wir daher die beiden Altersintervalle gesondert behandeln.

Für die nun zur Darstellung gelangende Ableitung der A_e, L-Beziehung seien folgende Voraussetzungen erfüllt: 1. Die Versuchs- und Kontrolltiere seien genetisch einheitlich, d. h. sollen ein- und derselben Population angehören (einheitliche Reaktionsnorm des Ausgangsmaterials). 2. Die der Thyroxinbehandlung unterworfenen Individuen sollen unter der dauernden Wirkung einer konstant gehaltenen Thyroxin-Aussenkonzentration c_a stehen. 3. Der Betrag der Thyroxin-Aussenkonzentration sei in Bezug auf die zur Untersuchung gelangenden reagierenden Körperteile ein überschwelliger. 4. Die Aufzucht der Behandlungsstadien (normogenetisches Aufzuchtmaterial) erfolge bei derselben Temperatur und Individuen-Raumdichte wie die Aufzucht der unter dem Einfluss des Thyroxins stehenden Versuchstiere. 5. Die äussere Ernährung des normogenetischen Aufzuchtmaterials sei eine standardisierte und erfolge erst zu Beginn des Jungkaulquappen-Stadiums, d. h. in einem Zeitpunkt, in dem sich die autochthonen Dotterreserven nahezu erschöpft haben.

Wir wollen der Deduktion ferner folgende vereinfachenden Annahmen zugrundelegen. 1. Der Einfluss der autochthonen Schilddrüsenaktivität auf den Ablauf und das Ausmass der durch die Thyroxinbehandlung erzwungenen Reaktionen sei so gering, dass er vernachlässigt werden darf. 2. Die frühzeitige Anwesenheit überschwelliger Thyroxindosen im noch nicht reaktionsbereiten Organismus beeinflusse den Vorgang der Bereitschaftsetablierung nicht. 3. Die Dauer der „Vorbereitungsphase bei Bereitschaftsbeginn" sei unabhängig von der Dauer der

„Vorbehandlung", welche die noch nicht reaktionsbereiten Larven während der Reifungsphase durch die Thyroxin-Ausenkonzentration c_a erfahren. 4. Der Ernährungszustand bei Bereitschaftsbeginn sei für alle in den Versuch eingehenden Larven innerhalb der biologischen Variabilität derselbe. 5. Der im Jungkaulquappen-Stadium stattfindende Uebergang von der reinen Dotterernährung zur aktiven Nahrungsaufnahme beeinflusse die Thyroxinempfindlichkeit des reagierenden Materials nicht oder nur unwesentlich.

Hypothetischer Verlauf der A_e, L-Abhängigkeit im Altersintervall I ($A_e = 0$ bis $A_e = A_b$): Die Thyroxineinwirkung erfolge vor dem normogenetischen Bereitschaftsbeginn ($0 \leqslant A_e < A_b$). Die regionale Latenzzeit L, die zwischen dem Behandlungsbeginn A_e und dem Einsetzen der Frühmetamorphose-Reaktion im Zeitpunkt $A_{m,f}$ verstreicht ($L = A_{m,f} - A_e$), setzt sich in diesem Fall stets aus Reifungsphase Δr und „Vorbereitungsphase bei Bereitschaftsbeginn" λ_o zusammen (siehe Fig. 26):

$$L = \Delta r + \lambda_o \,. \tag{1}$$

In den Versuchstieren, die seit dem Zeitpunkt A_e unter dem dauernden Einfluss einer überschwelligen Thyroxin-Aussenkonzentration c_a stehen, setze der Bereitschaftszustand im Alter A_b ein. Für die Reifungsphase gilt dann nach Fig. 26 der Ausdruck

$$\Delta r = A_b - A_e \,. \tag{2}$$

Ersetzen wir Δr in Gl. (1) durch Gl. (2), so folgt für die Latenzzeit im Altersintervall I die Beziehung

$$L = A_b - A_e + \lambda_o \,. \tag{3}$$

Unter definierten Aufzuchtbedingungen setzt die Reaktionsbereitschaft in den unbehandelten Larven in jenem Zeitpunkt ein, den wir als normogenetischen Bereitschaftsbeginn bezeichnet haben. Dieser stellt für ein genetisch einheitliches Ausgangsmaterial eine Artkonstante dar. Da wir nun annehmen, dass die frühzeitige Anwesenheit überschwelliger Thyroxinkonzentrationen in der noch nicht reaktionsbereiten Larve den Vorgang der Bereitschaftsetablierung nicht beeinflusse [Annahme (2)], so ist das Alter, in dem die Reaktionsbereitschaft in den seit den Zeitpunkten A_e unter dem Einfluss des Thyroxins stehenden Versuchstieren zustandekommt, unabhängig sowohl vom Betrag der einwirkenden Thyroxin-Aussenkonzentration c_a als auch vom Behandlungsbeginn A_e. Weil ferner die Aufzucht der Behandlungsstadien unter denselben Bedingungen (Temperatur, Individuen-Raumdichte etc.) erfolgt wie diejenige der unter der Einwirkung des Thyroxins stehenden Versuchstiere [Voraussetzung (4)], muss in Gl. (3)

$$A_b = \text{constans} \tag{4}$$

gesetzt werden.

Werden reaktionsbereite Anurenlarven unter konstanten Aufzuchtbedingungen dem dauernden Einfluss des Thyroxins exponiert, so

ändert sich die Dauer der Vorbereitungsphase λ entsprechend der Beziehung (siehe S. 53)

$$\lambda = \lambda_{min} \cdot \left(1 + \frac{K}{c_a}\right) \tag{5}$$

(λ_{min} = Minimalwert der Vorbereitungsphase, K = Konstante) mit ansteigender Thyroxin-Aussenkonzentration c_a. Die im Altersintervall I unter den permanenten Einfluss der Thyroxin-Aussenkonzentration c_a gelangenden Versuchstiere erfahren während der Reifungsphase Δr eine Thyroxinbehandlung, die sich erst beim Zustandekommen des Bereitschaftszustandes auszuwirken beginnt und deren Dauer vom Einwirkungsbeginn abhängt. Da wir annehmen, dass die Dauer dieser „Thyroxin-Vorbehandlung" keinen resp. nur einen zu vernachlässigenden Einfluss auf die Geschwindigkeit der bei Bereitschaftsbeginn in Gang kommenden vorbereitenden Umwandlungen ausübe [Annahme (3)], so wird der Betrag von λ_0 bei konstanten Aufzuchtbedingungen allein von der verwendeten Thyroxin-Aussenkonzentration c_a gemäss Gl. (5) abhängen. Weil aber c_a für alle Versuchsansätze dieselbe ist und während der gesamten Versuchsdauer konstant gehalten wird [Voraussetzung (2)], sowie infolge der Voraussetzungen (1), (3), (4) und der Annahmen (1) und (4), ist der Betrag der „Vorbereitungsphase bei Bereitschaftsbeginn" für die Individuen aller Versuchsansätze derselbe. Es muss also in Gl. (3)

$$\lambda_0 = \text{constans} \tag{6}$$

gesetzt werden.

Mit Gl. (3), (4) und (6) ergibt sich somit für die A_e, L-Abhängigkeit im Altersintervall I [$L = f_I(A_e)$] die hypothetische Beziehung

$$L = -A_e + C \tag{7}$$

worin C eine Konstante vom Betrag $C = A_b + \lambda_0$ bedeutet.

Wenn Behandlungsbeginn und Latenzzeit in denselben Zeitmassen aufgetragen werden, stellt Gl. (7) die Gleichung einer Geraden dar, deren Neigungswinkel $\alpha = 135°$ ($tg\,\alpha = -1$) beträgt und die die Ordinatenachse im Abstande C schneidet. Es ist also zu erwarten, dass die Latenzzeit im Altersintervall I mit zunehmendem Behandlungsbeginn linear abnimmt.

Erfolgt die Thyroxinbehandlung bei Bereitschaftsbeginn ($A_e = A_b$), so errechnet sich die Latenzzeit aus Gl. (7) zu

$$L(A_b) = \lambda_0 ,$$

d. h. die Latenzzeit reduziert sich bei Bereitschaftsbeginn infolge des Verschwindens der Reifungsphase zum richtigen Betrag, zur „Vorbereitungsphase bei Bereitschaftsbeginn".

Hypothetischer Verlauf der A_e, L-Abhängigkeit im Altersintervall II ($A_e = A_b$ bis $A_e = A_b^*$): Die Thyroxineinwirkung setze innerhalb der normogenetischen Bereitschaftsperiode ein ($A_b < A_e < A_b^*$). In diesem Fall bieten die Gewebe dem Thyroxin jeweils schon bei Behandlungsbeginn eine Angriffsfläche dar, sodass die vorbereitenden Umwandlungen der Metamorphose-Reaktionen

sofort einsetzen können. Da die Reifungsphase in diesem Fall stets gleich Null ist, wird die regionale Latenzzeit im Altersintervall II mit der Vorbereitungsphase identisch (siehe Abschnitt II, S. 46):

$$L = \lambda \, . \tag{8}$$

Es muss angenommen werden, dass die Reaktionsgeschwindigkeit der auf einen definierten Thyroxinreiz [Voraussetzung (2)] ansprechenden Körperteile bei konstanten Aufzuchtbedingungen [Voraussetzung (4)] allein vom Alter der Versuchstiere abhängt:

$$L = \lambda = f_{II}(A_e) \, . \tag{9}$$

Diese Funktion muss so beschaffen sein, dass sie für $A_e = A_b$ (Beginn der Thyroxinbehandlung bei Bereitschaftsbeginn) den definitionsgemässen Betrag $L(A_b) = \lambda_0$ liefert.

Wir haben der Deduktion der A_e, L-Abhängigkeit u. a. die Annahme zugrundegelegt, dass die autochthonen Schilddrüsenstoffe in den Versuchstieren in so geringer Menge angereichert sind, dass ihr Einfluss auf den Ablauf der durch die Thyroxinbehandlung induzierten Reaktionen vernachlässigt werden darf [Annahme (1)]. Infolgedessen wird der spezifische Verlauf der A_e, L-Abhängigkeit in dem sich über die normogenetische Bereitschaftsperiode erstreckenden Altersintervall II allein durch die Art und Weise bestimmt, in der sich die Thyroxinempfindlichkeit des reagierenden Materials mit zunehmendem Larvenalter ändert.

Es erhebt sich nun die Frage, ob innerhalb der Bereitschaftsperiode mit fortschreitendem Einwirkungsbeginn eine langsame oder rasche Aenderung der Latenzzeit zu erwarten ist. Erfährungsmässig zeigt sich, dass während der ausgedehnten, bis zur Prometamorphose dauernden Kaulquappenphase sowohl Wachstum als auch Differenzierung ausgesprochen langsam und gleichmässig erfolgen. Entsprechend langsam scheint sich nun auch die Thyroxinempfindlichkeit des reagierenden Materials innerhalb der sich über die Kaulquappenphase erstreckenden Bereitschaftsperiode mit zunehmendem Larvenalter zu ändern. So erfolgt beispielsweise die Abstossung der Kieferbehornung sowohl bei Jungkaulquappen, als auch bei mittleren und älteren, unmittelbar vor der Prometamorphose stehenden Kaulquappen nach einer Latenzzeit von 3—4 Tagen, wenn die Ausgangsstadien bei einer Temperatur von 22° C unter den dauernden Einfluss der Thyroxin-Aussenkonzentration $c_a = 10\ \gamma\text{-}\%_0$ gelangen und ihre auchtochthone Schilddrüsenaktivität durch Dauerbehandlung mit Tetramethylthioharnstoff in hinreichendem Masse gehemmt wird. Es darf somit angenommen werden, dass sich die Thyroxinempfindlichkeit des reagierenden Materials innerhalb der Bereitschaftsperiode, wenn überhaupt, nur sehr langsam mit zunehmendem Alter und Entwicklungszustand der Larven ändert. Dementsprechend wird die Dauer der Vorbereitungsphase resp. die mit ihr im Altersintervall II identische Latenzzeit nur sehr langsam erfolgenden Variationen unterworfen sein. Für die lineare Annäherung des allgemeinen Ausdrucks für die Latenz-

zeit im Altersintervall II [Gl. (9)] sind daher kleine Steigungswinkel, d. h. etwa durch

$$-20° \leqslant \alpha \leqslant +20°$$

eingeschränkte Winkel zu erwarten. Es folgt somit für den im allgemeinen Fall zu erwartenden Verlauf der A_e, L-Beziehung im Altersintervall II eine schwach gekrümmte Kurve.

Ein erster Spezialfall (A) ergibt sich, wenn wir annehmen, dass die

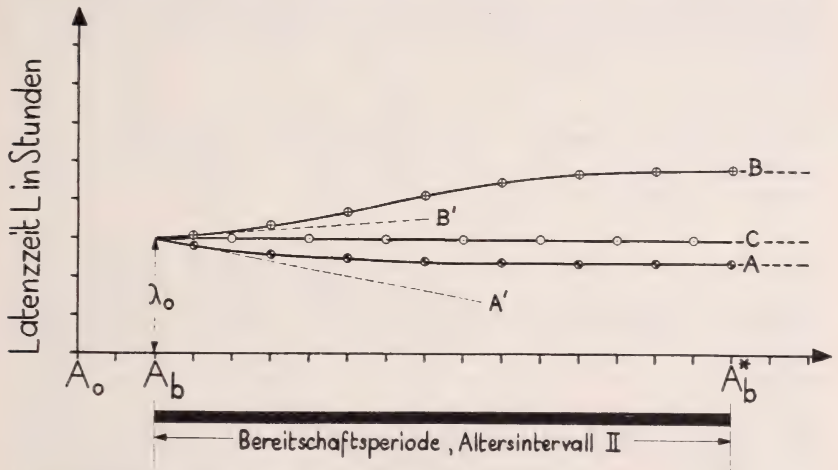


FIG. 29.

Hypothetischer Verlauf der A_e, L — Abhängigkeit im Altersintervall II (Spezialfälle A, B und C).

Thyroxinempfindlichkeit des reagierenden Materials mit zunehmendem Larvenalter eine Steigerung erfahre [1]. In diesem Fall wird die Reaktionsgeschwindigkeit bei konstanter Thyroxin-Aussenkonzentration mit steigendem Behandlungsbeginn A_e offenbar kontinuierlich zunehmen; entsprechend wird dann die zur Reaktionsgeschwindigkeit umgekehrt proportionale Latenzzeit innerhalb der Bereitschaftsperiode mit fortschreitendem Einwirkungsbeginn stetig abnehmen (siehe Fig. 29 unter „A"). Ein zweiter Spezialfall (B) lässt sich gewinnen, wenn wir annehmen, dass das reagierende Material mit steigendem Alter gegenüber dem Thyroxinreiz unempfindlicher werde. In diesem Fall wird die Dauer der Vorbereitungsphase resp. die Latenzzeit bei einer konstant bleibenden Thyroxin-Aussenkonzentration mit steigendem Behandlungsbeginn offenbar stetig zunehmen (siehe Fig. 29 unter „B"). Ein dritter Spezialfall

[1] Vergl. ROMEIS (1923) und KOSMIN UND RESNITSCHENKO (1927), sowie andere Autoren.

(C) endlich ergibt sich, wenn wir annehmen, dass die Thyroxinempfindlichkeit des reagierenden Materials mit zunehmendem Alter und Reifezustand überhaupt keine Aenderungen erfahre. In diesem letzten Spezialfall wird die Dauer der Vorbereitungsphase unabhängig vom Einwirkungsbeginn sein und es reduziert sich der allgemeine Ausdruck für die Latenzzeit [Gl. (9)] im Altersintervall II zu $L = \lambda_0 =$ constans. Im Grenzfall nimmt also die Abhängigkeit zwischen Einwirkungsbeginn und Latenzzeit in dem sich über die normogenetische Bereitschaftsperiode erstreckenden Altersintervall II die Gestalt einer im Abstande λ_0 parallel zur Abszissenachse verlaufenden Geraden an (siehe Fig. 29 unter „C").

Betrachten wir einen im Verhältnis zur gesamten Bereitschaftsperiode kleinen Abschnitt des Altersintervalls II, so dürfen wir den allgemeinen Ansatz für die Latenzzeit [Gl. (9)] durch seine lineare Annäherung (siehe Fig. 29 unter A′ und B′)

$$L = m\,(A_e - A_b) + \lambda_0 \tag{10}$$

ersetzen ($m = tg\,\alpha$). Setzt die Thyroxinbehandlung bei Bereitschaftsbeginn ein ($A_e = A_b$), so ergibt sich aus Gl. (10) für die Latenzzeit der richtige Betrag λ_0. Da anzunehmen ist, dass sich die Latenzzeit innerhalb der Bereitschaftsperiode nur sehr langsam mit zunehmendem Behandlungsbeginn ändert, wird die Annäherung erster Ordnung offenbar mit guter Uebereinstimmung dem wahren Kurvenverlauf folgen. Unter dieser speziellen Bedingung wird die A_e, L-Beziehung im Altersintervall II durch eine schwach geneigte Gerade (Spezialfall A : $0 > m \geq - tg\,20°$), durch eine langsam ansteigende Gerade (Spezialfall B : $0 < m \leq + tg\,20°$) oder durch eine parallel zur Abszissenachse verlaufende Gerade (Spezialfall C : $m = 0$) dargestellt.

Der Gesamtverlauf der hypothetischen A_e, L-Abhängigkeit: Werden Behandlungsbeginn und Latenzzeit in denselben Zeitmassen angegeben, so lässt sich der hypothetische Verlauf der A_e, L-Beziehung bei Einhaltung der Voraussetzungen (1) bis (5) (siehe S. 93) zusammenfassend folgendermassen charakterisieren (siehe Darstellung des hypothetischen Gesamtverlaufs in Fig. 30):

1. In der A_e, L-Abhängigkeit lassen sich zwei Kurvenintervalle voreinander unterscheiden. Im ersten Kurvenabschnitt, der sich vom Fixpunkt der Altersskala ($A_0 = 0$) bis zum normogenetischen Bereitschaftsbeginn A_b erstreckt, nimmt die Latenzzeit mit steigendem Behandlungsbeginn linear ab unter Bildung des Neigungswinkels 135°, wenn Behandlungsbeginn und Latenzzeit im selben Zeitmass angegeben werden.

2. Im zweiten Kurvenabschnitt, der sich über die gesamte sensitive Phase erstreckt, nimmt die A_e, L-Abhängigkeit im allgemeinsten Fall die Gestalt einer schwach gekrümmten Linie an. Ihre Annäherung erster Ordnung ist entweder eine schwach geneigte oder langsam ansteigende Gerade. Im Grenzfall reduziert sich die krumme Linie zu einer Geraden, die im Abstand λ_0 parallel zur Abszissenaxe verläuft.

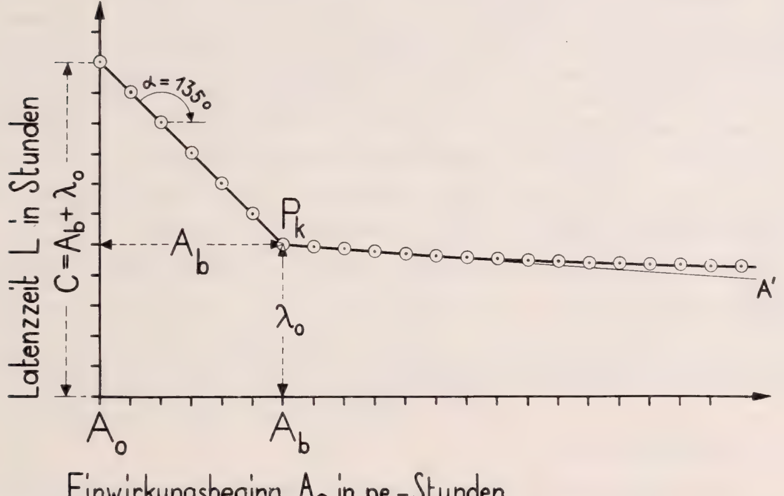


Fig. 30.

Hypothetischer Verlauf der A_e, L — Abhängigkeit in den beiden Altersintervallen vor und nach dem normogenetischen Bereitschaftsbeginn (A' = Annäherung erster Ordnung an den allgemeinen Kurvenverlauf im Altersintervall II für Spezialfall A).

3. Die den beiden Kurvenabschnitten entsprechenden Geraden schneiden sich unter Bildung eines Knickpunktes P_k, der je nach den speziellen Bedingungen mehr oder weniger markant hervortritt. Der Behandlungsbeginn, der gleich dem Abszissenwert dieses Knickpunktes ist, stimmt mit dem normogenetischen Bereitschaftsbeginn überein [$x\ P_k = A_b$]. Der Abszissenwert des Knickpunktes hängt infolgedessen allein von den Bedingungen (Temperatur, Individuen-Raumdichte etc.) ab, unter denen die Behandlungsstadien aufgezüchtet worden sind; er ist unabhängig sowohl von der applizierten Thyroxin-Aussenkonzentration als auch

von der Wahl des Reaktionskriteriums, das zur Bestimmung der Latenzzeit verwendet wird. Die Latenzzeit LA_b, die gleich dem Ordinatenwert des Knickpunktes P_k ist, weist den Betrag der „Vorbereitungsphase bei Bereitschaftsbeginn" auf $[y\, P_k = \lambda_o]$.

Wenn die über den Ablauf des Induktionsvorganges entwickelten Vorstellungen richtig sind, die der Deduktion der A_e, L-Beziehung zugrundegelegten Annahmen (1) bis (5) dem Naturverhalten entsprechen und wenn es ferner gelingt, die Voraussetzungen (1) bis (5) im Experiment streng einzuhalten, dann wird die hypothetische Abhängigkeit zwischen Einwirkungsbeginn und Latenzzeit mit der empirisch ermittelten übereinstimmen. Ist dies der Fall, so lässt sich der normogenetische Bereitschaftsbeginn der verschiedenen Organe und Organanlagen anhand ihrer Testreaktionen aus der empirischen Lage des Knickpunktes P_k quantitativ bestimmen.

5. *Die empirische Abhängigkeit zwischen Einwirkungsbeginn und Latenzzeit.*

a) *Versuchsführung.*

Zur Ueberprüfung der hypothetischen A_e, L-Abhängigkeit wurden unter Einhaltung der auf S. 93 festgelegten Voraussetzungen verschieden alte Junglarven, Jungkaulquappen und Kaulquappen (bis in das Stadium der Kaulquappe mit Hinterextremitäten-Zäpfchen: Larven-Stadium Nr. 13) von *Rana temporaria* L. einer Normalzucht entnommen und der Dauerbehandlung durch eine Thyroxinlösung von definierter und überschwelliger Thyroxinkonzentration unterworfen. Unter Berücksichtigung der biologischen Variabilität wurden pro Alterskategorie resp. Versuchsansatz je fünf gleichwertige Individuen unter fortlaufender Ausmessung mehrerer Messtrecken in ihrer Entwicklung und in ihren Reaktionen verfolgt. Daneben erfolgte die Aufzucht und Ausmessung von Kontrolltieren unter denselben Versuchsbedingungen.

Ausgangsmaterial und Ausgangsstadium. Das Versuchs-Ausgangsmaterial wurde aus einem Gelege von Andermatt (Versuch A 1947) und einem aus der Umgebung Basels entstammenden Laichballen (Versuch B 1949) aufgezüchtet. Als Ausgangsstadium diente die frühzeitig geschlüpfte Junglarve mit einer mittleren Schwanzlänge

von 1,1 mm (Larven-Stadium Nr. 1). Da die Embryonen ein- und desselben Laichballens nie gleichzeitig miteinander ihre Eihüllen verlassen, machen sich bei der Gewinnung des Ausgangsmaterials grössere individuelle Schwankungen im Entwicklungszustand bemerkbar. Um ein statistisch homogenes Ausgangsmaterial zu erhalten, wurde in diesem Versuch folgender Weg eingeschlagen: In Abständen von je zwei Stunden verbrachte ich die jeweils frisch geschlüpften Junglarven in einen Eiskasten und liess sie langsam auf eine Temperatur von 5 — 6° C abkühlen. Dort wurden die Larven solange in ihrer Weiterentwicklung zurückgehalten, bis genügend Individuen zur Verfügung standen, um den Versuch durchführen zu können (bei 22° C nach ca. 6 Stunden Schlüpfzeit). Das gesamte Ausgangsmaterial liess ich dann während weiteren 5 Stunden im Eiskasten stehen, damit sämtliche, auch die zuletzt in den Eiskasten verbrachten Individuen, dieselbe Vorbehandlung erfuhren. Vor Versuchsbeginn erfolgte die Ausscheidung aller Extremformen.

Thyroxinbehandlung. Die der Thyroxineinwirkung unterworfenen Larven standen dauernd unter dem Einfluss der konstant gehaltenen Thyroxin-Aussenkonzentration 1 : 2'000'000 (= 50 γ-%). Während der Thyroxinbehandlung erhielten Versuchs- und Kontrolltiere keine äussere Nahrungszufuhr und lebten somit ausschliesslich von ihren Dotter- und Nahrungsreserven. Dadurch wurde völlige Gleichheit der Ernährungsbedingungen in Versuchs- und Kontrolltieren während des Vesuchsablaufs erzielt (siehe S. 13).

b) *Versuchsauswertung.*

Die fortlaufende Ausmessung verschiedener Metamorphose-Grössen ermöglichte eine objektive Bestimmung der A_e, L-Abhängigkeit. Die regionalen Latenzzeiten wurden nach dem im zweiten Abschnitt (siehe S. 36) beschriebenen Verfahren mit den folgenden Reaktionskriterien ermittelt:

1. Dorsaler und ventraler Flossensaum ($d = 1{,}65$ mm auf der Schwanzlängsachse) . . . . $r_R = 0{,}2$
2. Mediane und laterale Partie der Unterlippe . . . . $r_R = 0{,}2$
3. Schwanzstamm . . . . $r_R = 0{,}1$
4. Linkes Operkulum . . . . $q_R = 3{,}0$
5. Hinterextremitätenanlagen . . . . $w_R = 0{,}6$

Fig. 31 veranschaulicht in dreidimensionaler Darstellung die Methodik der objektiven Bestimmung der A_e, L-Abhängigkeit am Beispiel der Testreaktion des Schwanzstammes. Auf der X-Achse ist der Behandlungsbeginn in pe-Stunden, auf der Y-Achse die Zeit seit Behandlungsbeginn in Stunden und auf der Z-Achse die thyro-

xinverursachte Schwanzstamm-Reduktion in % aufgetragen. Die den verschiedenen Behandlungstadien (zwischen $A_e = 0$ und $A_e = 204$ pe-Stunden variierend) entsprechenden Reduktionscharakteristiken erscheinen in der dreidimensionslen Darstellung als parallel zur Y, Z-Ebene hintereinandergestaffelte Kurvenschar. Auffallend ist dabei die Regelmässigkeit, mit der die Resorption der zentralen Schwanzpartie bei den verschiedenen Behandlungsstadien erfolgt.

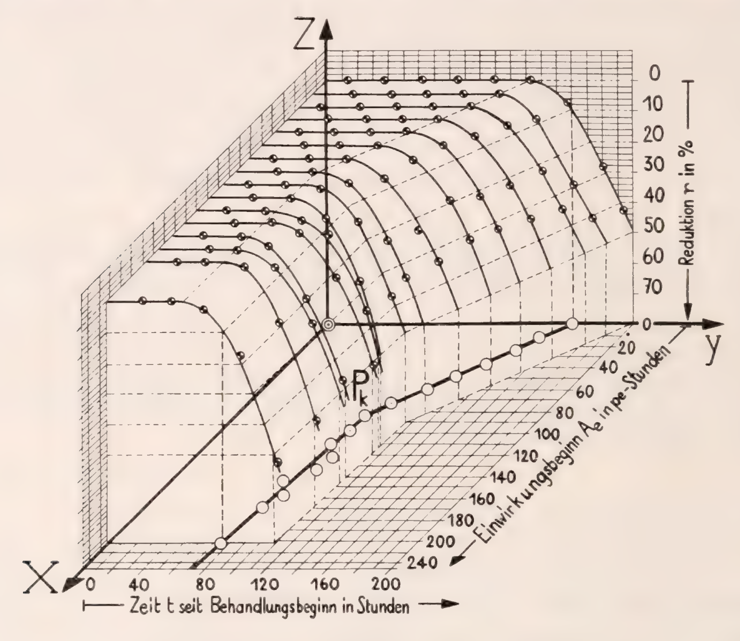


FIG. 31.

Dreidimensionale Veranschaulichung der objektiven Bestimmung der A_e, L — Abhängigkeit am Beispiel der Schwanzstamm-Reaktion.

Die Punkte gleicher Reduktionsquote (Reduktion $r = 0, 10, 20, 30, 40, 50\%$) sind durch fein gestrichelte Linienzüge miteinander verbunden. Werden frühe Entwicklungstadien resp. junge Larven, deren Alter zwischen $A = 0$ und ungefähr $A = 80$ pe-Stunden liegt, mit Thyroxin behandelt, so dauert es erwartungsgemäss länger als bei älteren Individuen, bis die Reduktion des Schwanzstammes einsetzt. Da als Reaktions-Kriterium der zentralen Schwanzpartie die Reduktion $r_R = 10\%$ gewählt wurde, stellt die Projektion der „10%-Höhenkurve" in die X, Y-Ebene die gesuchte Abhängigkeit zwischen Einwirkungsbeginn und Latenzzeit dar.

Diese zeigt deutlich die beiden theoretisch zu erwartenden Kurvenanteile, die durch Geraden repräsentiert und durch den Knickpunkt P_k voneinander gesondert werden.

c) *Versuchsergebnisse.*

Die an den Testreaktionen der verschiedenen Anlagebezirke ermittelten A_e, L-Abhängigkeiten gelangen in den Fig. 32-36 zur

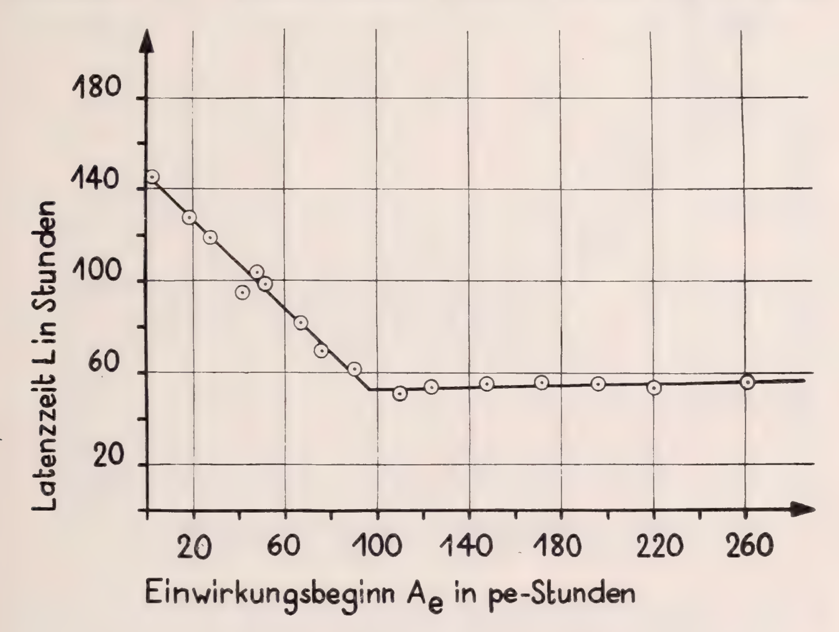


Fig. 32.

An der Testreaktion der Hinterextremitätenanlage ermittelter Verlauf der A_e, L — Abhängigkeit (Versuch B 1949).

Darstellung. Der Fixpunkt der Altersskala bezieht sich auch hier auf jenes Alter, das demjenigen des Larvenstadiums Nr. 1 (vergl. Normentafel) entspricht. Die Latenzzeiten, die den dargestellten Kurven zugrundeliegen, sind stets aus 5 Einzelwerten gewonnene Mittelwerte. Allen Werten von L kommt daher dasselbe statistische Gewicht zu.

D e r V e r l a u f d e r a n d e r T e s t r e a k t i o n d e r H i n t e r e x t r e m i t ä t e n a n l a g e e r m i t t e l t e n A_e, L - A b h ä n g i g k e i t . Wie aus Fig. 32 hervorgeht, ändert sich die Latenzzeit erwartungsgemäss mit zunehmendem Einwirkungs-

beginn. Es lassen sich deutlich die beiden Kurvenabschnitte I und II voneinander unterscheiden, die durch einen markant hervortretenden Knickpunkt voneinander gesondert werden. Im ersten Kurvenabschnitt nimmt die Latenzzeit in Uebereinstimmung mit der Theorie linear ab. Die einzelnen Kurvenpunkte streuen nur

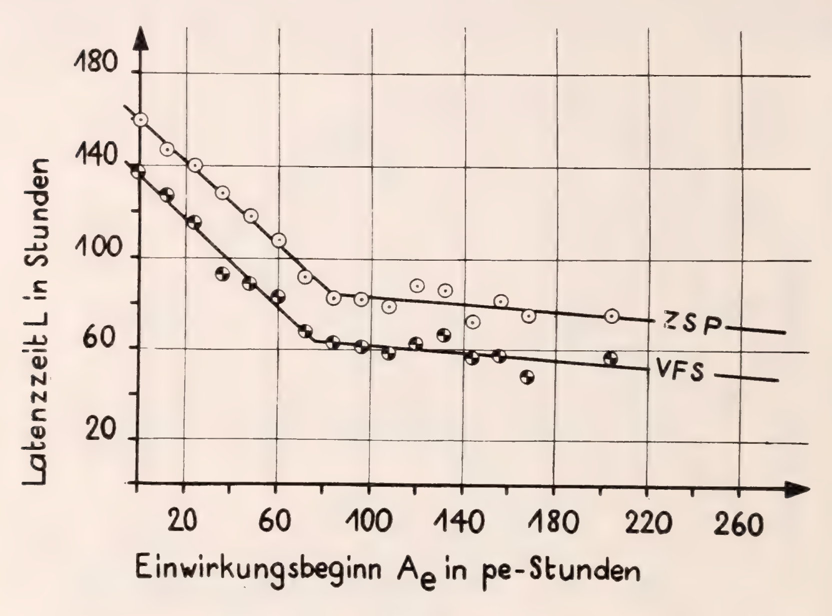


Fig. 33.

An den Testreaktionen des Schwanzstammes (ZSP) und des ventralen Flossensaumes (VFS) ermittelter Verlauf der A_e, L — Abhängigkeit (Versuch A 1947).

geringfügig und unsystematisch um die Regressionsgerade (Streuung $s_L = \pm 4\%$ [1]). Aus der Gleichung der Regressionsgeraden errechnet sich ein Neigungswinkel von 136° 0', der von seinem hypothetischen Betrag nur unbeträchtlich abweicht. Das Kurvenintervall II, das sich über die gesamte Bereitschaftsperiode erstreckt, von dem wir aber nur den kleinen Ausschnitt zwischen $A_e = 100$ und $A_e = 261$ pe-Stunden untersucht haben, wird ebenfalls in Uebereinstimmung mit der Theorie durch eine Gerade dargestellt. Aus der Gleichung der Regressionsgeraden ergibt sich ein Steigungswinkel von 1° 16'.

[1] Die Streuung S_L in % bezieht sich stets auf den mittleren Betrag der Latenzzeit im betreffenden Altersintervall, der gleich 100% gesetzt wird.

Dieses Verhalten entspricht dem theoretisch zu erwartenden Spezialfall B (siehe S. 97).

Die an den Testreaktionen des Ruderschwanzes ermittelten A_e, L-Abhängigkeiten stimmen ebenfalls sehr gut mit dem hypothetischen Kurvenverlauf überein. Es können wiederum die den beiden Altersinter-

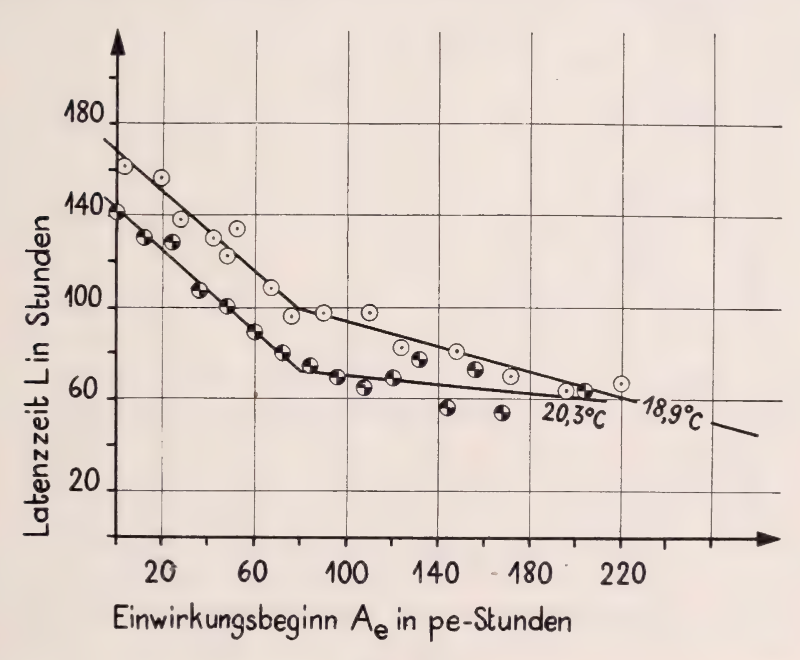


Fig. 34.

An der Testreaktion des dorsalen Flossensaumes ermittelter Verlauf der A_e, L — Abhängigkeit bei verschiedenen Temperaturen (t_1 = 18,9° C: Versuch B 1949; t_2 = 20,3° C: Versuch A 1947).

vallen I und II entsprechenden, verschieden stark geneigten Geraden voneinander unterschieden werden, die sich unter Bildung markant hervortretender Knickpunkte schneiden. Die an den Testreaktionen des Schwanzstammes und des ventralen Flossensaumes ermittelten Abhängigkeiten (siehe Fig. 33) verlaufen parallel zueinander in einem bestimmten Abstand verschoben, da die Rückbildung der zentralen Schwanzpartie stets erst längere Zeit nach derjenigen des Flossensaumes einsetzt. Fig. 34 stellt den am dorsalen Flossensaum ermittelten Kurvenverlauf

bei zwei verschiedenen Temperaturen dar. Im Kurvennterivall I ergibt sich aus der den Schwanzstamm betreffenden Regressionsgeraden ein Neigungswinkel von 137° 40', der um 2% von seinem hypothetischen Wert abweicht. Anhand der Testreaktion des ventralen Flossensaumes erhalten wir den Neigungswinkel 136° 20', der nur um 1% vom zu erwartenden Winkel differiert. Beim dorsalen Flossensaum weichen die im Kurvenintervall I erhaltenen

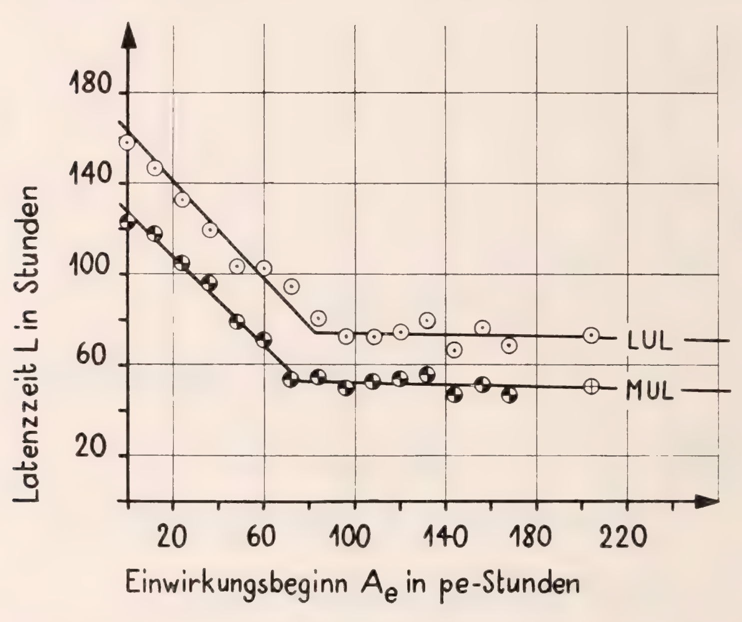


FIG. 35.

An den Testreaktionen der medianen Unterlippenpartie (MUL) und der lateralen Unterlippenpartie (LUL) bestimmter Verlauf der A_e, L-Abhängigkeit (Versuch A 1947).

Neigungswinkel ($t_1 = 18{,}9°$ C: $\alpha = 138° 54'$; $t_2 = 20{,}3°$ C: $\alpha = 138° 55'$) bei beiden Temperaturen um ca. 4° vom Wert 135° ab. Im Kurvenintervall II nimmt die Abhängigkeit für alle geprüften Reaktionen des Ruderschwanzes die Gestalt schwach geneigter Geraden an. Die Latenzzeit des Schwanzmaterials nimmt entsprechend dem theoretisch begründeten Spezialfall A mit steigendem Behandlungsbeginn langsam, aber deutlich ab. Aus den Gleichungen der Regressionsgeraden errechnen sich für Schwanzstamm und Flossensaum Neigungswinkel, deren Werte zwischen 164° 50' und

175° 10′ variieren. Sie liegen somit innerhalb den theoretischen Schranken.

Die an den Reaktionen der Unterlippe ermittelten A_e, L-Abhängigkeiten gelangen in Fig. 35 zur Darstellung. In Uebereinstimmung mit der Theorie nimmt die Latenzzeit im Kurvenintervall I mit steigendem Behandlungsalter linear ab unter Bildung von Neigungswinkeln, deren Beträge geringfügig und unsystematisch vom theoretischen Wert abweichen. Im zweiten, sich über die Bereitschaftsperiode erstreckenden Kurvenintervall ändert sich die Latenzzeit erwartungsgemäss nur noch unbeträchtlich mit steigendem Einwirkungsbeginn. Die beiden A_e, L-Kurven verlaufen parallel zueinander gestaffelt in einem Abstand von ungefähr 24 Stunden. Dieses Verhalten illustriert den bereits früher erwähnten Befund, dass die Rückbildung der medianen Unterlippenpartie stets einige Zeit vor derjenigen der lateralen Partien einsetzt. Im Kurvenintervall I ergibt sich für die an der lateralen Unterlippenpartie ermittelte A_e, L-Abhängigkeit eine Regressionsgerade mit einem Neigungswinkel von 133° 10′, für die an der medianen Unterlippenpartie ermittelte Abhängigkeit eine Regressionsgerade mit einem Neigungswinkel vom Betrag 135° 50′. Im Kurvenintervall II nimmt die Latenzzeit wie bei Schwanzstamm und Flossensaum mit zunehmendem Behandlungsbeginn stetig ab (theoretischer Spezialfall A). Aus den Gleichungen der Regressionsgeraden errechnen sich Neigungswinkel, die der hypothetischen Einschränkung genügen (laterale Partie der Unterlippe: $\alpha = 178° 50'$; mediane Partie der Unterlippe: $\alpha = 178° 30'$).

Die anhand der Testreaktionen des unteren Hornkiefers und des linken Operkulums ermittelten A_e, L-Abhängigkeiten entsprechen ebenfalls dem theoretisch zu erwartenden Kurvenbild (siehe Fig. 36). Die zwischen 80 und 90 pe-Stunden liegenden Knickpunkte treten auch hier deutlich hervor. Aus der im Altersintervall I ermittelten Gleichung der Regressionsgeraden ergibt sich für den unteren Hornkiefer ein Neigungswinkel von 138°, der um 2.2% vom hypothetischen Winkel abweicht. Die das linke Operkulum betreffende Regressionsgerade weist einen Neigungswinkel von 137° 20′ auf, der 1.7% grösser als der theoretische Winkel ist. Die Streuung der Kurvenpunkte ist eine ausgesprochen geringfügige:

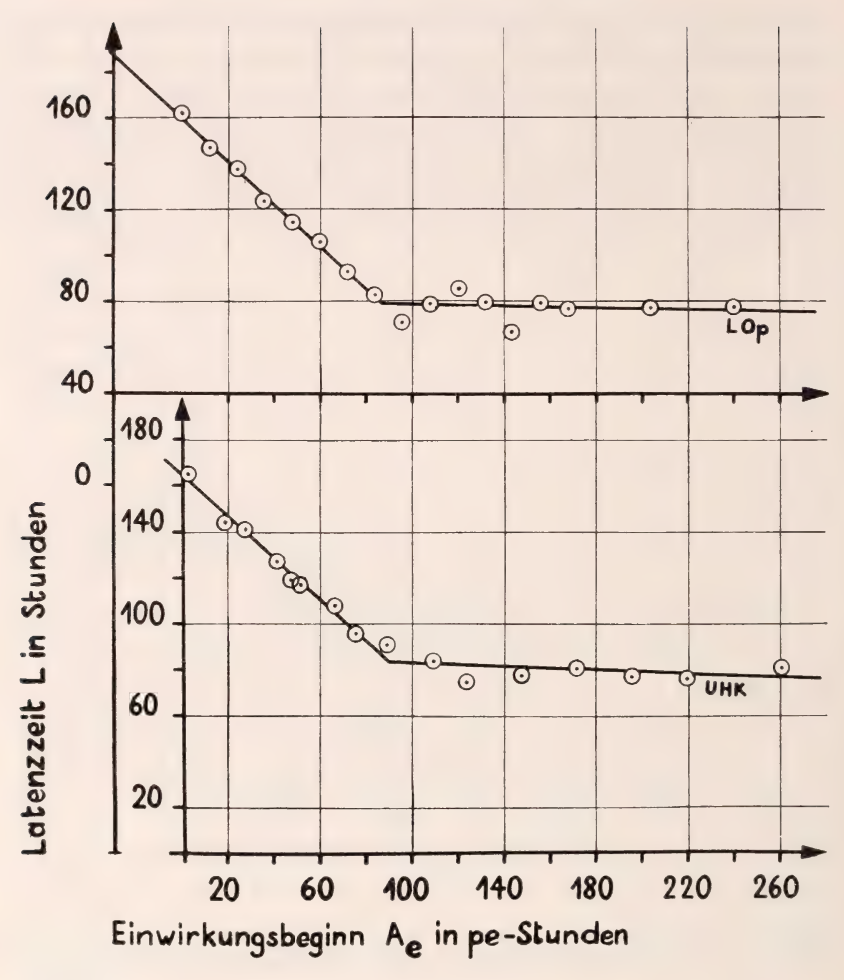


Fig. 36.

An den Testreaktionen des linken Operkulums (LOp, Versuch A 1947) und des unteren Hornkiefers (UHK, Versuch B 1949) ermittelter Verlauf der A_e, L — Abhängigkeit.

sie beträgt beim linken Operkulum im Altersintervall I nur $s_L = \pm 1{,}6$ St. $= \pm 2\%$. Im Kurvenabschnitt II nimmt die Latenzzeit des unteren Hornkiefers und des Operkulums nur sehr langsam mit zunehmendem Einwirkungsbeginn ab (theoretischer Spezialfall A). Die aus den Regressionsgeraden errechneten Neigungswinkel von 178° 0′ (unterer Hornkiefer) und 178° 50′ (linkes Operkulum) liegen weit innerhalb den hypothetischen Schranken.

6. *Zusammenfassung zur theoretischen und experimentellen Analyse der Abhängigkeit zwischen Einwirkungsbeginn und Latenzzeit.*

Zusammenfassend ergibt sich folgendes Resultat: Die experimentell gefundene Abhängigkeit zwischen Einwirkungsbeginn und Latenzzeit erweist sich in Uebereinstimmung mit dem theoretischen Befund als eine aus zwei Kurvenanteilen zusammengesetzte. Es lassen sich in allen Fällen die beiden Kurvenintervalle I und II, die sich über die Altersabschnitte vor und nach dem normogenetischen Bereitschaftsbeginn erstrecken, deutlich voneinander unterscheiden. Im ersten Kurvenintervall nimmt die Latenzzeit entsprechend dem hypothetischen Verlauf linear ab unter Bildung von Neigungswinkeln, die von ihrem theoretischen Wert meist nur geringfügig abweichen. Die im Kurvenintervall I ermittelten Regressionskoeffizienten variieren zwischen $b_I = -0{,}872$ und $b_I = -1{,}068$, streuen also unsystematisch um den theoretischen Wert $\beta_I = -1$. Ihre durchschnittliche Abweichung vom idealen Wert beträgt $\overline{D} = 7{,}5\%$. Ihr Durchschnittwert $\overline{b}_I = -0{,}936$ weicht aber nur um 6,4% vom hypothetischen Betrag ab. Die statistische Auswertung der experimentellen Daten anhand der Verteilung von t (siehe LINDER, 1945, S. 63) zeigt, dass die Abweichungen der experimentell gefundenen Regressionskoeffizienten von ihrem theoretischen Wert $\beta_I = -1$ in jedem Falle unwesentliche sind, d. h. als zufällig entstandene zu betrachten sind, wenn übereinkunftsgemäss $P = 0{,}05$ als Sicherheitsschwelle verwendet wird. Im Kurvenabschnitt II ändert sich die Latenzzeit ebenfalls in Uebereinstimmung mit dem theoretischen Kurvenverlauf nur sehr langsam mit zunehmendem Behandlungsbeginn. Die den normogenetischen Bereitschaftsbeginn markierenden Knickpunkte treten daher in allen A_e, L-Kurven deutlich hervor. Da wir stets einen im Verhältnis zur sensitiven Phase als klein zu betrachtenden Ausschnitt des Altersintervalls II untersucht haben, nimmt die A_e, L-Funktion in diesem Kurvenabschnitt die Gestalt schwach geneigter, langsam ansteigender oder nahezu parallel zur Abszissenachse verlaufender Geraden an. Die im Kurvenintervall II ermittelten Regressionskoeffizienten variieren zwischen $b_{II} = -0{,}2707$ und $0{,}0393$, liegen somit alle innerhalb den hypothetisch angenommenen Schranken.

7. *Die experimentelle Bestimmung des normogenetischen Bereitschaftsbeginns.*

Die Uebereinstimmung zwischen dem mathematisch abgeleiteten und dem experimentell gefundenen Verlauf der A_e, L-Beziehung ermöglicht es uns, den normogenetischen Bereitschaftsbeginn A_b aus der empirischen Lage des Knickpunktes P_k zu ermitteln. Wird die Latenzzeit auf der Ordinate, der Behandlungsbeginn auf der Abszissenachse aufgetragen, so muss der Abszissenwert des in der A_e, L-Abhängigkeit auftretenden Knickpunktes nach der Theorie mit dem normogenetischen Bereitschaftsbeginn identisch sein. Der wahrscheinlichste Wert des normogenetischen Bereitschaftsbeginns ist daher gleich dem Abszissenwert des Schnittpunktes, den die Regressionsgerade des Altersintervalls I $[L = b_I\, A_e + C]$ mit derjenigen des Altersintervalls II $[L = b_{II}\, (A_e - A_b) + \lambda_0]$ bildet. Der auf diesem Weg ermittelte Bereitschaftsbeginn erweist sich in Uebereinstimmung mit der Theorie als völlig unabhängig von der Festlegung des Reaktionskriteriums, das wir zur Bestimmung der Latenzzeit verwenden. So ergibt sich beispielsweise aus der anhand der Testreaktion der Hinterextremitätenanlagen ermittelten A_e, L-Abhängigkeit innerhalb den Fehlergrenzen der Bestimmungsmethode derselbe Bereitschaftsbeginn, ob nun die Wachstumsförderung $w_R = 0{,}3$ oder 0,6 resp. $w_R = 0{,}4$ oder 0,6

TABELLE III.

Versuch	Reaktionskriterium der Hinter-extremitätenanlage	Normogenetischer Bereitschaftsbeginn der Hinterbeinknospe
A1947	$w_R = 0{,}3$ $w_R = 0{,}6$	$A_b = 103$ pe-Stunden $A_b = 101$ pe-Stunden
B1949	$w_R = 0{,}4$ $w_R = 0{,}6$	$A_b = 87$ pe-Stunden $A_b = 88$ pe-Stunden

als Reaktionskriterium der Hinterextremitätenanlage definiert wird (siehe Tab. III).

8. *Das zeitliche Anlagemuster der Reaktionsbereitschaft bei* Rana temporaria *L.*

Unter Einhaltung der Aufzuchtbedingungen, die wir der Normentafel zugrundegelegt haben (Temperatur $t = 20{,}3 \pm 0{,}3°$ C; Individuen-Raumdichte $d_i = 5$ Indiv./45 ccm; Aufzuchtmilieu = Basler Brunnenwasser; Ernährung: Bis in das Alter von 108 pe-Stunden durch autochthone Dotterreserven, darnach dauernde Verfütterung von Brennesselpulver), erhalten wir für den normogenetischen Bereitschaftsbeginn verschiedener Anlagebezirke von *Rana temporaria*-Larven die in Tab. IV zusammengestellten Stundenalter.

TABELLE IV.

Anlagebezirk	Symbol	Normogenet. Bereitschaftsbeginn in pe-Stunden		
		Vers. A 1947	Vers. B 1949	Mittel-resp. Einzelwert der Versuche A, B
Ventraler Flossensaum, $d = 1{,}65$ mm	E	76	71	*74*
Dorsaler Flossensaum, $d = 1{,}65$ mm	F	81	70	*76*
Unterlippe, median . .	B	76	—	*76*
Oberer Hornkiefer . . .	C	78	—	*78*
Schwanzstamm	J	83	79	*81*
Unterer Hornkiefer . .	D	—	82	*82*
Unterlippe, lateral . . .	G	82	—	*82*
Linkes Operkulum . . .	H	87	—	*87*
Hinterextremitätenanlage	A	101	88	*95*

Aus dieser Zusammenstellung geht zunächst hervor, dass der normogenetische Bereitschaftsbeginn ein regionalspezifischer ist (vergl. CHAMPY und RADU, 1931). Der Bereitschaftszustand etabliert sich nicht gleichzeitig in sämtlichen zur Thyroxinempfindlichkeit determinierten Anlagebezirken; die verschiedenen Organe und Organanlagen erlangen die Thyroxinempfindlichkeit in einer ganz bestimmten Sukzession, die wir als zeitliches Anlagemuster der Reaktionsbereitschaft kennzeichnen wollen. So gelan-

gen unter den von mir untersuchten Körperpartien zuerst der ventrale und dorsale Flossensaum, die mediane Partie der Unterlippe und ungefähr gleichzeitig der obere Hornkiefer in den Zustand, in dem sie auf den Thyroxinreiz anzusprechen vermögen. Ungefähr 5—6 Stunden später etabliert sich die Thyroxinempfindlichkeit im Schwanzstamm, im unteren Hornkiefer und in der lateralen Partie der Unterlippe. Das linke Operkulum folgt der zentralen Schwanzpartie in einem Abstand von weiteren 6 Stunden. Unter den von mir untersuchten Anlagebezirken gelangen die Hinterextremitätenknospen zuletzt in den Zustand der Thyroxinempfindlichkeit.

Wenngleich die Reihenfolge, in der die verschiedenen Anlagebezirke in Reaktionsbereitschaft treten, infolge der auftretenden Streuungen des Bereitschaftsbeginns und der geringen Zahl der Versuche im Einzelnen nicht sehr scharf bestimmt werden konnte, so geht doch eindeutig aus den in Tab. IV zusammengestellten Zahlen hervor, dass die Thyroxinempfindlichkeit zuerst in den transitorischen Körperbezirken zustandekommt und sich erst nachträglich in der Anlage des Adultorganes etabliert. Dieses Verhalten hängt zweifellos mit dem Unterschied zusammen, der zwischen dem Differenzierungsbeginn der Organanlagen mit larvaler Bestimmung einerseits und demjenigen der Organanlagen mit adulter Bestimmung andererseits besteht. Während der Embryogenese entstehen bei Arten mit indirekter Entwicklung im Hinblick auf das unmittelbar bevorstehende larvale Dasein stets zuerst die Anlagen der larvalen und der larvo-adulten Organe, demgegenüber ist die Differenzierung der für die Larve funktionell bedeutungslosen Anlagen der Adultorgane (Extremitäten- und Zungenanlage) stark verzögert.

Anhand von Fig. 37 lässt sich der allgemeine Entwicklungszustand der Larve, der bei Standardbedingungen mit dem Einsetzen der Reaktionsbereitschaft verknüpft ist, eruieren. Im oberen Abschnitt der Darstellung sind die normogenetischen Bereitschaftsperioden der verschiedenen Körperbereiche durch schraffierte Bänder markiert, die über die rechte Seite der Figur hinaus stark verlängert gedacht werden müssen. Im unteren Abschnitt der Darstellung sind die entsprechenden Stadien, Ereignisse und Phasen der frühlarvalen Normogenese eingetragen. Aus Fig. 37 geht hervor,

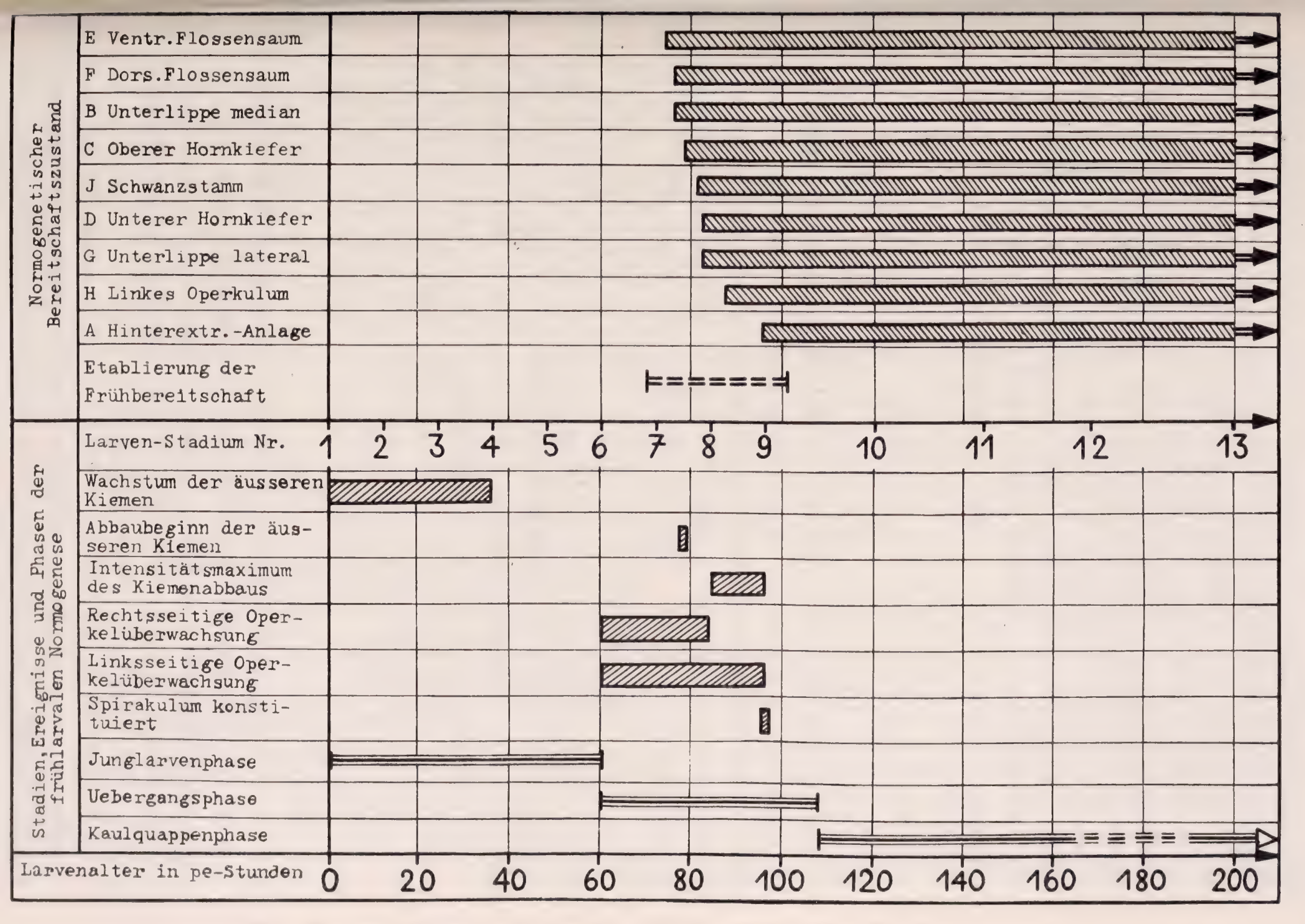


Fig. 37. — Anlagemuster der Reaktionsbereitschaft bei *Rana temporaria*.

dass sich die Reaktionsbereitschaft in Uebereinstimmung mit der früher geäusserten Ansicht vor dem Zustandekommen des typischen Jungkaulquappen-Stadiums (Larven-Stadium Nr. 10) konstituiert. Flossensaum und mediane Partie der Unterlippe erlangen die Reaktionsbereitschaft bereits in einem Entwicklungsstadium, in dem die Larve noch beidseitig äussere Kiemen trägt. Die Operkelüberwachsung ist deutlich in Gang gekommen, am Rande der Unterlippe hat sich der Lippensaum gebildet und die Hinterextremitätenanlagen beginnen sich als kleine Hautauswölbungen von ihrer Umgebung abzugrenzen. Schwanzstamm und unterer Hornkiefer werden thyroxinempfindlich, wenn die Reduktion der äusseren Kiemen stürmisch zu verlaufen beginnt. Die rechte äussere Kieme ist auf dieser Altersstufe in den meisten Fällen vollständig von der Operkularfalte überwachsen; auf der linken Körperhälfte hingegen ragt die äussere Kieme aus dem sich bildenden Atemporus hervor. Die Verhornung der Kieferränder ist so weit fortgeschritten, dass sie äusserlich nachgewiesen werden kann. In den Hinterextremitätenanlagen konstituiert sich die Reaktionsfähigkeit auf Schilddrüsenstoffe erst dann, wenn sich das Spirakulum auf der linken Körperseite gebildet hat, der Abbau der Haftdrüsen deutlich erkennbar einsetzt und auf den Kammplatten der Unterlippe die ersten Hornzähnchen erschienen sind (Larven-Stadiums Nr. 9). Bei Larven von *Rana temporaria* L. etabliert sich demnach die Reaktionsbereitschaft in den von mir untersuchten Körperbereichen bereits während jener Normogenese-Phase, die durch den Uebergang von der maximal entwickelten Junglarve in die Jungkaulquappe gekennzeichnet ist (Uebergangsphase). Die Auffassung von Bounhiol (1942) und Roth (1945), wonach die Reaktionsfähigkeit auf Schilddrüsenstoffe erst dann in der Anurenlarve zustandekommt, wenn sich das Operkulum konstituiert hat und die äusseren Kiemen geschwunden sind, entspricht somit nicht genau dem Naturverhalten.

Die verschiedenen Körperbereiche, deren normogenetischen Bereitschaftsbeginn ich mit Hilfe eines indirekten Verfahrens ermittelt habe, bestehen stets aus mehreren Teilstrukturen, die sich nicht nur histologisch, sondern meist auch ihrer ontogenetischen

Herkunft nach voneinander unterscheiden. So sind z. B. am Aufbau des Schwanzstammes einerseits die vom mittleren Keimblatt abstammenden Muskel- und Bindegewebe, andererseits die aus dem Ektoderm hervorgehenden Nervengewebe des Rückenmarks beteiligt. Wir wissen nun in keinem Falle, ob die verschiedenen Teilstrukturen eines solchen Körperteils simultan oder sukzessive ihre Reaktionsbereitschaft gegenüber dem Thyroxinreiz erlangen. Es ist daher nicht ausgeschlossen, dass der von mir ermittelte Bereitschaftsbeginn lediglich einen mittleren Wert für die in Reaktionsbereitschaft tretenden Teilstrukturen des betr. Körperteils darstellt.

Einer kritischen Prüfung bedarf der Bereitschaftsbeginn, der für das linke Operkulum ermittelt wurde. Es muss die Möglichkeit ins Auge gefasst werden, dass der anhand der Testreaktion des Operkulums ermittelte Bereitschaftsbeginn sich vielleicht überhaupt nicht auf dieses Organ selbst, sondern auf benachbarte Körperpartien bezieht, die für das Metamorphose- Verhalten des Operkulums bestimmend sind. Während die übrigen Körperbereiche (Teile des Ruderschwanzes und der Mundbewaffnung, Hinterextremitätenanlagen), deren normogenetischen Bereitschaftsbeginn ich anhand ihrer Testreaktionen ermittelt habe, unabhängig voneinander und von ihrer Lage im Gesamtorganismus und somit unter dem direkten Einfluss des Schilddrüsenreizes zur Metamorphose-Reaktion veranlasst werden (siehe Abschnitt II, S. 38-40), scheint die Histolyse des Operkulums durch eine indirekte Thyroxinwirkung zustandezukommen. ALPHONSE und BAUMANN (1935) konnten nachweisen, dass das branchiale Blutgefässystem der Anurenlarve in spezifischer Weise auf das Thyroxin anspricht. Dabei werden die vom 5. und 6. Aortenbogen abstammenden Blutgefässe, die das Operkulum versorgen, abgebaut. Auf Grund eingehender histologischer und experimenteller Studien gelangen die zitierten Autoren zur Auffassung, dass die Einschmelzung des Operkulums nicht durch direkte Wirkungen des Thyroxins auf dasselbe induziert werde, sondern eine Nekrobiose darstelle, die durch den Unterbruch in der Blutgefässversorgung verursacht wird: „... Tous ces résultats nous montrent que la rupture de l'opercule branchial en métamorphose accélérée par la thyroxine constitue un cas particulier de dégénérescence secondaire aux troubles vasculaires“ (ALPHONSE und BAUMANN, 1935). Sollte sich

diese Ansicht in der Folge als richtig erweisen, so müsste der anhand der Testreaktion des linken Operkulums ermittelte Bereitschaftsbeginn auf das branchiale Blutgefässystem bezogen werden.

Wenn wir das zeitliche Anlagemuster der Reaktionsbereitschaft mit dem in Fig. 25 (siehe S. 81) dargestellten Reaktionsmuster der Thyroxin-Frühmetamorphose vergleichen, so erkennen wir, dass die verschiedenen Körperterritorien der Anurenlarve nach einer auf embryonaler oder frühlarvaler Entwicklungsstufe einsetzenden Thyroxin-Dauerbehandlung nicht in derselben Reihenfolge „in Metamorphose treten", in der sie die Reaktionsfähigkeit auf den Schilddrüsenreiz erlangen. Dieser Unterschied beruht darauf, dass für das Reaktionsmuster der Thyroxin-Frühmetamorphose nicht nur der regional unterschiedliche Bereitschaftsbeginn, sondern auch die unterschiedliche Reaktionsgeschwindigkeit, mit der die verschiedenen Anlagebezirke beim Zustandekommen ihrer Thyroxinempfindlichkeit auf einen definierten Thyroxinreiz ansprechen, bestimmend ist.

9. *Die Abschätzung des normogenetischen Bereitschaftsbeginns bei veränderter Aufzuchttemperatur.*

Die Geschwindigkeit, mit der sich die Reaktionsbereitschaft in einer bestimmten Körperpartie etabliert, hängt entsprechend der Entwicklungsgeschwindigkeit der Larven in starkem Masse von der Aufzuchttemperatur ab. Da wir einerseits den normogenetischen Bereitschaftsbeginn bei der Standardtemperatur 20,3° C, anderseits die Temperaturabhängigkeit der frühlarvalen Normogenese (siehe S. 76) kennen, lässt sich der Bereitschaftsbeginn für beliebige Temperaturen zwischen 12° und 20° C (Bereich, in dem die Temperaturabhängigkeit der frühlarvalen Normogenese durch eine konstante Aktivierungsenergie vom Betrag $E_a = 21'000$ cal/Mol ausgezeichnet ist) nach dem Temperaturgesetz von ARRHENIUS berechnen. Diese Abschätzungsmethode setzt voraus, dass Bereitschaftsetablierung und frühlarvale Normogenese synchron verlaufende Prozesse sind.

D. Normogenetischer Bereitschaftsbeginn und Differenzierungszustand der Anlagebezirke.

Im vorangehenden Abschnitt konnte ich zeigen, dass sich die Thyroxinempfindlichkeit bei definierten Aufzuchtbedingungen auf einer scharf determinierten Altersstufe in einem bestimmten Anlagebezirk etabliert. Dieser Altersstufe, die nicht für alle in Reaktionsbereitschaft tretenden Körperbereiche dieselbe ist, entspricht ein jeweils charakteristischer Entwicklungszustand der Larve. Eine zur Reaktionsbereitschaft determinierte Organanlage mit larvaler, adulter oder larvo-adulter Bestimmung muss demzufolge erst einen ganz bestimmten „Zustand minimaler Differenzierung“ (Bounhiol, 1942) erfahren, bevor sie auf eine frühzeitig verabreichte Thyroxindosis ansprechen kann. Die genaue Kenntnis des normogenetischen Bereitschaftsbeginns ermöglicht es uns, diesen minimalen Differenzierungsgrad der zur Thyroxinempfindlichkeit determinierten Anlagebezirke zu ermitteln und zu beschreiben.

1. *Das Verhalten des Hornkiefers.*

Die am Aufbau des Kaulquappen-Mundes beteiligten Partien haben wir bereits im zweiten Kapitel kurz erwähnt. Die eingehende Darstellung ihrer Struktur findet sich in den Untersuchungen von Schulze (1869), Héron-Royer und van Bambeke (1889) und Keiffer (1889). Ihre Frühentwicklung schildert Gutzeit (1889).

Der Hornkiefer der Kaulquappe besteht aus einem verdickten und sich nach aussen hin scharf zuspitzenden Epithelwulst. In diesen sind bei der vollentwickelten Kaulquappe dicht aneinandergestellte Zahnstifte eingesenkt (siehe Fig. 38). Diese säulenförmigen „Stiftzähne“ bestehen aus reihenweise übereinander getürmten „Zahnzellen“, die von indifferenten Epithelzellen umgeben sind. Die obersten Elemente der einzelnen Zahnstifte durchbrechen die stark verhornten äussersten Schichten des Epithels und verleihen dem Rand des Hornschnabels die Gestalt einer Säge. Die fertig ausgebildete Zahnzelle nimmt die Form eines Hohlkegels an, dessen „Konkavität von der Spitze der nächst jüngeren Zelle eingenommen wird“ (Goeppert, 1906). Die obersten Zahnzellen unterliegen der vollkommenen Verhornung und ihr Kern degeneriert.

Innerhalb ein und desselben Stiftzahnes lässt sich die fortschreitende Differenzierung der sich von der basalen Keimschicht abschnürenden Elemente in die fertig ausgebildete, aus dem Epithel hervorragende Zahnzelle verfolgen.

Beim Zustandekommen der Thyroxinempfindlichkeit repräsentiert der Hornkiefer einen Differenzierungszustand, in dem die

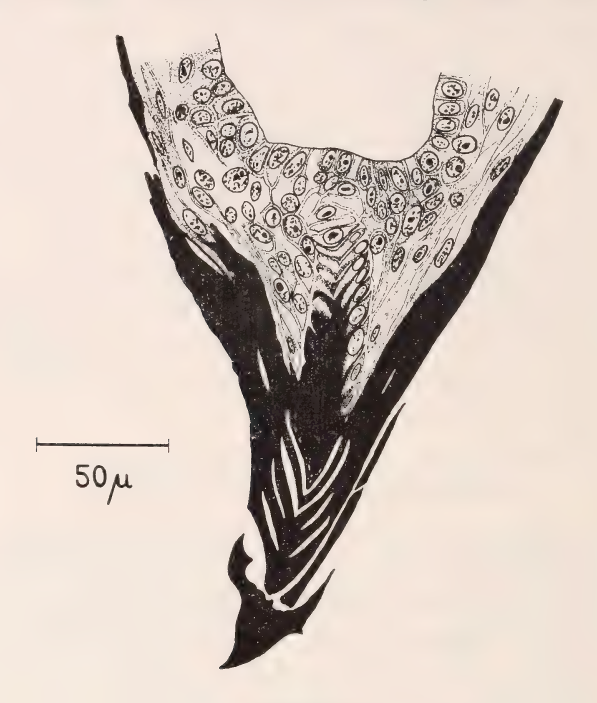


Fig. 38.
Rana temporaria. Differenzierungszustand des Hornkiefers einer maximal entwickelten Kaulquappe.

charakteristischen Histostrukturen seines spätlarvalen Zustandes (Stiftzahn und Hornschichten) bereits angelegt sind. Fig. 39 stellt den Differenzierungszustand des unteren Hornkiefers beim Einsetzen der Reaktionsbereitschaft dar. Der Verhornungsprozess, von dem schliesslich weite Partien des äusseren Epithels erfasst werden, ist in Gang gekommen, aber noch nicht sehr weit gediehen. Der Hornbelag des Kiefers ist, verglichen mit seinem Spätzustand, noch sehr dünn. Der bereits aus vielen Elementen aufgebaute Stiftzahn sondert sich deutlich von den indifferenten Epithel-

zellen ab. Die mittleren und oberen Zahnzellen zeigen bereits die charakteristische Hohlkegelstruktur. Das oberste Element des Stiftzahnes ist fast vollständig verhornt und beginnt mit seiner Spitze die äusserste Epithelschicht zu durchstossen. Die verhornenden Epithelzellen des Kieferrandes haben Spindelform angenommen und beginnen sich deutlich von ihren benachbarten Zellen abzugrenzen.



Fig. 39.

Rana temporaria. Differenzierungszustand des Hornkiefers beim Zustandekommen seiner Thyroxinempfindlichkeit.

2. *Das Verhalten der Unterlippe.*

Die Unterlippe der Anurenlarve stellt eine Hautausstülpung dar. die von lockerem Bindegewebe ausgefüllt und von Blutkapillaren durchzogen ist. Auf ihrer Oberseite verlaufen mehrere quergestellt Wülste, die sogenannten Kammplatten oder „lâmes pectinées".

deren Zahl und Anordnung sich als eine artspezifische erweist (Héron-Royer und van Bambeke, 1889). Die Unterlippe der maximal entwickelten *Rana temporaria*-Kaulquappe ist durch vier hintereinander gestaffelt verlaufende Kammplatten gekennzeichnet (siehe Fig. 40). Distal wird die Unterlippe durch einen Papillarkranz, den Lippensaum begrenzt. Die Kammplatten entstehen durch eine an bestimmten Stellen erfolgende Verdickung des Lippenepithels. In den Kammplatten sind ähnlich wie beim Hornschnabel reihenweise „Stiftzähnchen" eingesenkt, die sich aus säulenförmig übereinandergetürmten „Zahnzellen" aufbauen (siehe Fig. 41). Das äusserste Element des Zahnstiftes überragt die benachbarten Epithelzellen, die hier in viel geringerem Masse von der Verhornung erfasst werden als die Epithelzellen der Kieferränder.

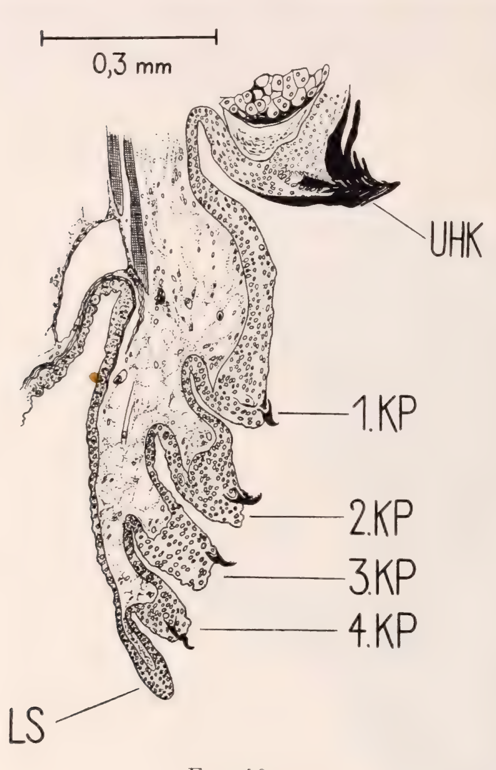


Fig. 40.

Rana temporaria. Differenzierungszustand der Unterlippe (mediane Partie) einer maximal entwickelten Kaulquappe (UHK = unterer Hornkiefer, KP = Kammplatten, LS = Lippensaum).

Die fertig ausgebildete Zahnzelle der Kammplatten weist an ihrer Basis eine starke Einbuchtung auf, der sich die nächstjüngere Zelle fest anschmiegt. Die hackenförmig gebogene Spitze der vollkommen verhornten Zahnzellen ist mit mehreren Zacken bewehrt. Auch hier erfolgt innerhalb des Zahnstiftes ein ständiger Nachschub neuer Elemente aus der an der Epithelbasis lokalisierten Keimschicht.

Vergleichen wir nun den spätlarvalen Zustand der Unterlippe

mit dem Differenzierungszustand, den sie bei Bereitschaftsbeginn aufweist (siehe Fig. 42). Einige Stunden vor dem Zustandekommen der Reaktionsbereitschaft gegenüber dem Thyroxinreiz gelangt die Unterlippe (mediane Partie) in einen Entwicklungszustand, der durch die Ausbildung der ersten drei Kammplatten gekennzeichnet ist. Aus der noch undifferenzierten Partie der Unterlippe gehen später die vierte Kammplatte und der Lippensaum hervor. Die oberste Epithelschicht, die auf dieser Altersstufe die Kammplatten noch allseitig überspannt, trägt einen feinen Cuticularsaum. Die zentrale, lockere Bindegewebeschicht der Unterlippe ist indessen bereits von Blutkapillaren durchdrungen. Im Cytoplasma der Epithelzellen finden sich noch vereinzelte Dotterkörner. In den Kammplatten, von deren feinerer Struktur uns Fig. 43 ein Bild vermittelt, haben sich bei Bereitschaftsbeginn die Anlagen der Stiftzähne als diskrete Zellsäulen vom indifferenten Material abgesondert. Die charakteristische Form der Kammplatten-Zahnzelle ist hier aber selbst bei den obersten Elementen der Stiftzahnanlage noch nicht erkennbar. Die einzelnen Zahnzellen zeigen die für den Frühzustand typische Quaderform mit dem relativ grossen, ovoidförmigen Kern.

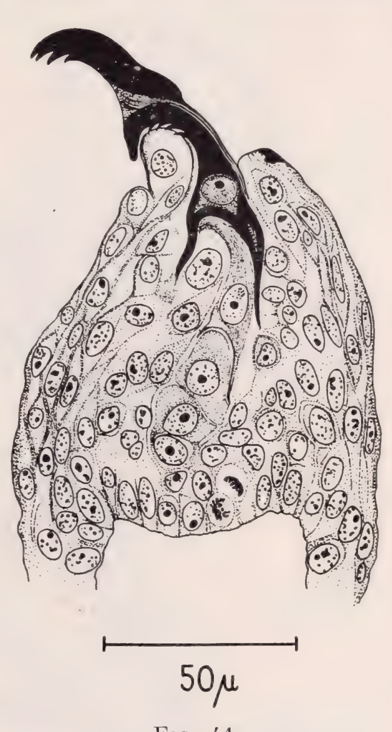


Fig. 41.
Rana temporaria. Differenzierungszustand der Kammplatte einer maximal entwickelten Kaulquappe.

3. *Das Verhalten der zentralen Schwanzpartie.*

Unter den Teilstrukturen des Schwanzstammes, die im Bereitschaftszustand elektiv auf den Thyroxinreiz anzusprechen vermögen, beschränken wir uns auf die Darstellung des Verhaltens der Muskulatur und des Axenskelettes.

Die Schwanzmuskulatur der Kaulquappe zeigt einen metameren Aufbau. Die in Längsrichtung parallel und spiegelbildlich zueinander verlaufenden Muskelfasern inserieren mit ihren beiden Enden an den Myosepten. Die einzelne Muskelfaser baut sich aus dem undifferenzierten Cytoplasma, den Muskelkernen und den in Bündeln



FIG. 42.

Rana temporaria. Differenzierungszustand der Unterlippe (mediane Partie) unmittelbar vor dem Zustandekommen ihrer Thyroxinempfindlichkeit (UHK = unterer Hornkiefer, KP = Kammplatten, *a* 4. KP = Anlage der vierten Kammplatte, *a* LS = Anlage des Lippensaumes).

angeordneten Myofibrillen auf. Die kontraktile Substanz der Muskelfaser wird von verschiedenen Autoren als „Paraplasma" dem aus undifferenziertem Cytoplasma und Kernen bestehenden „Sarkoplasma" gegenübergestellt (BREDT, 1933). Die ganze Muskelfaser ist von einem dünnwandigen Sarkolemm-Schlauch allseitig eingehüllt. Wie BREDT (1933) richtig erkannte, reichert sich das Sarko-

plasma bei der voll entwickelten Muskelfaser des Kaulquappen-schwanzes (siehe Fig. 44 A) besonders stark in derjenigen Partie an, die der Epidermis zugekehrt ist. Die Myofibrillen weisen deutliche Querstreifung auf. Die in der Muskelfaser stets in der Mehrzahl vorhandenen Muskelkerne sind meist von gestreckt-spindelförmiger, seltener von gedrungen-ovoider Gestalt. Sie liegen in diesem fortgeschrittenen Entwicklungsstadium in der Regel exzentrisch, direkt unter dem Sarkolemmschlauch.

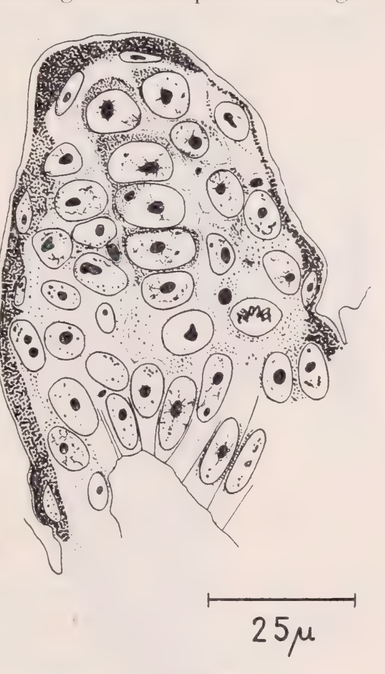


Fig. 43.
Rana temporaria. Differenzierungszustand der zweiten Kammplatte der Unterlippe unmittelbar vor dem Zustandekommen ihrer Thyroxinempfindlichkeit.

Der Differenzierungszustand, den die Schwanzmuskulatur beim Zustandekommen der Thyroxinempfindlichkeit im Schwanzstamm aufweist, geht aus Fig. 44B, 45 hervor. Wir erkennen, dass er noch beträchtlich von demjenigen des Spätzustandes abweicht. Die eben in Reaktionsbereitschaft tretende Muskelfaser unterscheidet sich von ihrem spätlarvalen Entwicklungszustand insbesondere durch die Lage der Muskelkerne; diese sind hier in der Regel in den zentralen Sarkoplasmastrang eingebettet und nur sehr selten im peripheren Bereich der Muskelfaser anzutreffen. Die bereits in grösserer Zahl in der Muskelfaser vorhandenen Kerne weisen ferner kugelige bis spindelförmige Gestalt auf und enthalten einen mit Hämatoxylin-Heidenhain intensiv anfärbbaren, scharf abgegrenzten, rundlichen Nukleolus. Der zentrale Sarkoplasmastrang ist bereits von mehreren Fibrillenbündeln umgeben, die ihrerseits durch einen äusseren, spärlich entwickelten Sarkoplasmamantel vom Sarkolemm-Schlauch getrennt werden. Die in intensiver Vermehrung begriffenen Myofibrillen zeigen in diesem Entwicklungsstadium bereits deutliche Querstreifung. Die Struktur des Sarkoplasmas ist

eine feinkörnige. Vor allem im zentralen Strang sind noch ganze Scharen von rundlichen und ovoidförmigen Dotterkörnern, deren Grösse ziemlich starken Variationen unterworfen ist, in das undifferenzierte Cytoplasma der Muskelfasern eingelagert.

Das Axenskelett des Schwanzstammes besteht aus der Chorda und dem skeletogenen Bindegewebe. Die Chorda stellt bei der

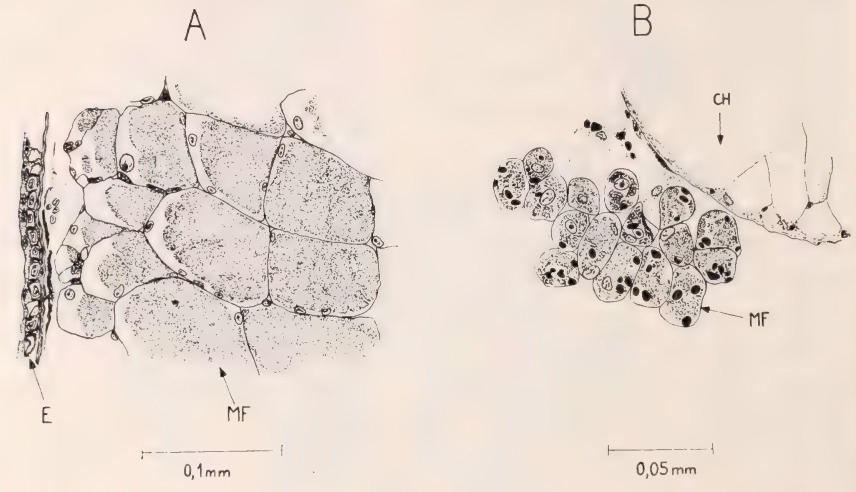


Fig. 44.

Rana temporaria. Querschnittsbild der Schwanzmuskulatur einer maximal entwickelten Kaulquappe (A) und einer Larve, deren Schwanzstamm eben die Reaktionsgereitschaft gegenüber dem Thyroxin erlangt hat (B). E = Epidermis, CH = Chorda dorsalis, MF = Muskelfaser.

Anurenlarve einen dünnen und rundlichen, sich nach der Schwanzspitze hin verjüngenden Stab dar, der aus den typischen Blasenzellen aufgebaut ist. Bei der maximal entwickelten Kaulquappe wird das fein strukturierte Chordaepithel, die Keimschicht der Chordazellen, von einer ca. 5—6 μ dicken Membran umspannt (siehe Fig. 46 A), die deutlich eine massive Innenschicht (sekundäre Chordascheide, Faserscheide) und eine feinere, stärker färbbare Aussenschicht (primäre Chordascheide, elastische Scheide) erkennen lässt. Das die Membran umhüllende perichordale Bindegewebe (tertiäre Chordascheide, skeletoblastische Schicht) besteht aus langen, spindel- bis balkenförmigen Zellkernen und Fasern. Knorpel lässt sich im Axenskelett des vollentwickelten Kaulquappenschwanzes nicht nachweisen (Schauinsland, 1906).

Fig. 46 B zeigt den Differenzierungszustand des Axenskelettes bei einer Larve, in deren Schwanzstamm sich eben die Reaktionsbereitschaft gegenüber dem Thyroxin konstituiert hat. Die Chorda ist auf dieser Altersstufe durch die Ausbildung der Blasenzellen, des Chordaepithels und der primären Chordascheide gekennzeichnet. Die für den Spätzustand charakteristische Faserscheide ist noch nicht nachweisbar. Die Blasenzellen haben bereits ihre typische Form und Grösse angenommen. Sie sind stark vakuolisiert und ihr Cytoplasma bildet nur noch einen spärlichen Saum. Die primäre Chordascheide umspannt als feine, ca. 1 μ dicke Membran das Chordaepithel, dessen Cytoplasma noch grosse Mengen an Pigmentkörnchen aufweist. Von aussen her dringen verästelte Mesenchymzellen gegen die Membran vor und beginnen sich an diese anzulagern; sie stellen die Anlage der skeletoblastischen Schicht (tertiäre Chordascheide) dar.



Fig. 45.
Rana temporaria. Differenzierungszustand der Muskulatur des Schwanzstammes bei dessen Bereitschaftsbeginn.

4. *Das Verhalten der Hinterextremitätenanlage.*

Die Entstehung der Hinterextremitätenknospe aus dem determinierten, aber noch undifferenzierten Anlagematerial (Extremitäten-Scheibe) kann — wie aus den eigenen Versuchen hervorgeht — durch das Thyroxin nicht beeinflusst werden; sie erfolgt nach einer auf früher Entwicklungsstufe einsetzenden Thyroxinbehandlung synchron bei Versuchs- und Kontrolltieren. Diese Feststellung steht im Einklang mit den Befunden von Champy und Radu (1931) sowie denjenigen von Alphonse und Baumann (1933).

Bei Bereitschaftsbeginn stellt sich die Hinterbeinanlage als eine flache Mesenchymknospe dar, die von einem zweischichtigen Epithel überzogen wird (siehe Fig. 47). Das Epithel sitzt einer scharf konturierten Basalmembran auf und wird durch einen feinen Cuticularsaum nach aussen hin abgegrenzt. Die Zellen der äusseren Epithelschicht zeichnen sich durch ihren reichen Gehalt am Pigmentkörnern aus. Das Mesenchymgewebe ist auf dieser

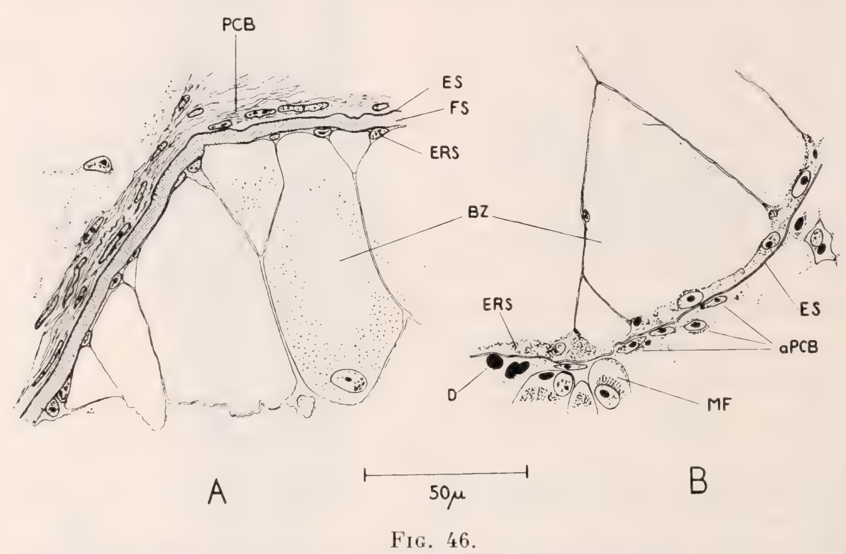


Fig. 46.

Rana temporaria. Differenzierungszustand der Schwanzchorda einer maximal entwickelten Kaulquappe (A) und einer Larve, deren Schwanzstamm eben die Thyroxinempfindlichkeit erlangt hat (B). BZ = Blasenzellen; ERS = epitheliomorphe Rindenschicht oder Chordaepithel, FS = Faserscheide oder sekundäre Chordascheide; ES = elastische Scheide oder primäre Chordascheide; PCB = perichordales Bindegewebe; aPCB = Anlage des letzteren; MF = Muskelfaser; D = Dotterkorn.

Altersstufe völlig frei von Pigmentzellen. In das Cytoplasma sind noch zahlreiche Dotterkörner eingelagert. Die dichtgescharten Kerne der Mesenchymzellen sind gleichmässig in der Hinterextremitätenknospe verteilt; sie lassen keine blastematöse Anhäufung erkennen, die als Skelettanlage zu deuten wäre. Irgend welche von innen in die Mesenchymknospe einwuchernde oder sich aus dem Knospenmesenchym autonom differenzierende Muskelfasern und Blutgefässe können bei der Durchsicht der Serienschnitte auf diesem Entwicklungsstadium nicht festgestellt werden.

Die Hinterextremität weist demnach bei Bereitschaftsbeginn einen bedeutend geringeren Grad der Differenzierung auf als Schwanzstamm, Unterlippe und Hornkiefer; ihre Struktur ist noch eine ausgesprochen embryonale. Während bei den in Reaktionsbereitschaft tretenden larvalen Bezirken die charakteristischen Histo-Strukturen der betreffenden Organe in der Regel

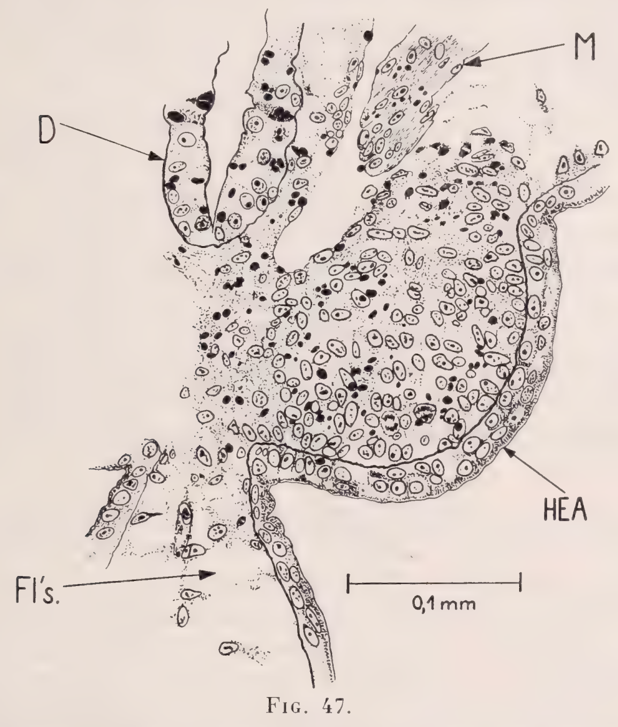


Fig. 47.

Rana temporaria. Differenzierungszustand der Hinterextremitätenanlage beim Zustandekommen ihrer Thyroxinempfindlichkeit (D = Darm; Fl's = Flossensaum; HEA = Hinterextremitätenknospe; M = Muskulatur).

bereits angelegt sind, so ist dies bei der in den Zustand der Thyroxinempfindlichkeit gelangenden Hinterextremitätenknospe noch keineswegs der Fall, denn es lassen sich in ihr auf dieser Altersstufe weder Muskelfasern noch Zentren der Knorpelbildung feststellen. Es scheint sich somit auch hinsichtlich des für den Bereitschaftsbeginn ausschlaggebenden minimalen Differenzierungsgrades ein gegensätzliches Verhalten zwischen Anlagebezirken mit larvaler und solchen mit adulter Determination zu manifestieren.

DISKUSSION DER ERGEBNISSE

Die vorliegende Untersuchung setzte sich zum Ziel, das Verhalten des Metamorphose-Reaktionssystems gegenüber dem Thyroxinreiz bei verschiedenen Larvenstadien von *Rana temporaria* zu studieren. Dabei beschränkten wir uns zunächst auf die Abklärung der Frage nach dem Zustandekommen der Frühbereitschaft des Reaktionssystems. Durch eine eingehende Analyse der Thyroxinmetamorphose erarbeiteten wir uns die Grundlagen, die zur Durchführung von Untersuchungen über die Reaktionsleistungen verschiedener Entwicklungsstadien erforderlich sind. Die Befunde über den regionalen Ablauf des Induktionsvorganges bei reaktionsbereiten Anurenlarven ermöglichten es, Vorstellungen über die Auslösung von Metamorphose-Reaktionen bei jungen Entwicklungsstadien, die bereits vor dem Zustandekommen ihrer Reaktionsbereitschaft unter den Einfluss überschwelliger Thyroxin-Aussenkonzentrationen gelangen, zu entwickeln. Auf diesen Vorstellungen aufbauend gelang es, ein indirektes Verfahren zur Bestimmung des normogenetischen Bereitschaftsbeginns auszuarbeiten.

1. *Determination und Etablierung der Reaktionsbereitschaft.*

Die Versuchsergebnisse erlauben es uns, in der Frühentwicklung des Metamorphose-Reaktionssystems zwei Prozesse auseinanderzuhalten, die sich nicht nur hinsichtlich ihrer zeitlichen Abstufung, sondern auch ihrem Wesen nach grundsätzlich voneinander unterscheiden. Der eine dieser beiden Vorgänge betrifft die Determination des Bereitschaftszustandes. Aus den Transplantationsversuchen von Schwind (1933), Nakamura (1935) und Geigy (1937/1938) geht hervor, dass bei den Amphibien bereits im Schwanzknospenstadium resp. schon in der Neurula die Entscheidung darüber gefallen ist, ob aus einem bestimmten Keimbezirk entweder ein Organ hervorgeht, das die Reaktionsbereitschaft gegenüber dem Schilddrüsenhormon erlangt, oder ein solches, das gegenüber dem Schilddrüsenreiz dauernd unempfindlich bleibt. Es wird ferner die spezifische Weise (Abbau, Entwicklungsbeschleunigung oder Umgestaltung) festgelegt, in der die zur Thyroxin-

empfindlichkeit determinierten Anlagebezirke nach Erlangung ihrer Reaktionsbereitschaft auf den Metamorphose-Auslöser anzusprechen vermögen. Durch einen zweiten Prozess, den wir als Etablierung des Bereitschaftszustandes bezeichnet haben, erlangt das determinativ vorbereitete Metamorphose-Reaktionssystem sukzessive seine Funktionstüchtigkeit, indem sich die Thyroxinempfindlichkeit in den hierzu prädestinierten Anlagebezirken konstituiert. Das Reaktionssystem tritt aber unter normalen Lebensbedingungen vorerst noch nicht in Aktion. Es wird erst in den späten Larvenstadien, in denen die Schilddrüse den Metamorphose-Auslöser in überschwelliger Konzentration auszuschütten beginnt, zur Aktivität aufgerufen.

Meine Versuchsergebnisse zeigen eindeutig, dass die in larvalem, adultem oder larvo-adultem Sinne determinierten Anlagebezirke des Anurenkeimes vorerst noch nicht auf den Thyroxinreiz anzusprechen vermögen. Die auf embryonaler Entwicklungsstufe zur Thyroxinempfindlichkeit determinierten Anlagebezirke müssen erst eine Entwicklungsphase durchlaufen, ehe sie in den Zustand der Reaktionsbereitschaft gelangen (Phase des Heranreifens zur Reaktionsbereitschaft). Determination und Etablierung der Thyroxinempfindlichkeit sind somit keine synchron verlaufenden Entwicklungsvorgänge.

Mit Hilfe eines auf dem Induktionstest beruhenden indirekten Verfahrens konnte ich für Flossensaum, Unterlippe, Hornkiefer, Operkulum, Schwanzstamm und Hinterextremitätenanlage den Nachweis dafür erbringen, dass sich die Thyroxinempfindlichkeit bei *Rana temporaria* nicht erst im Stadium der typischen Jungkaulquappe, sondern bereits früher, nämlich während der Umwandlung der maximal entwickelten Junglarve in die Jungkaulquappe (Uebergangsphase) sukzessive in verschiedenen Anlagebezirken konstituiert. Leider konnte ich den normogenetischen Bereitschaftsbeginn der Zungenanlage und des Spiraldarmes infolge methodischer Schwierigkeiten bis jetzt noch nicht genau ermitteln. Meine vorläufigen, rein qualitativen Befunde lassen aber keinen Zweifel darüber bestehen, dass sich der Bereitschaftszustand auch in diesen Körperbereichen vor dem Zustandekommen der typischen Jungkaulquappenform etabliert. Ich konnte feststellen, dass sich nach einer im Stadium der frisch geschlüpften Junglarve einsetzenden Thyroxinbehandlung nach Ueberschreiten des Jungkaul-

quappen-Stadiums sowohl an der Zungenanlage als auch am Spiraldarm charakteristische Metamorphose-Reaktionen abzuzeichnen beginnen. Die Zungenanlage antwortet auf den frühzeitig verabreichten Thyroxinreiz mit Entwicklungsbeschleunigung und ragt schliesslich bei ungefähr 8 pe-Tage alten Versuchstieren (Larvenalter auf Standard-Aufzuchtbedingungen bezogen) als weissliches Zäpfchen aus dem klaffenden Mund hervor (vergl. die Ergebnisse von Romeis, 1923). Entsprechend erfährt der kaum richtig zur Ausbildung gelangende Spiraldarm bereits auf diesem frühen Entwicklungsstadium jene charakteristischen Veränderungen, die wir bei älteren Behandlungsstadien beobachten: Degeneration des larvalen Darmepithels, Ersatz desselben durch eine je nach dem Darmabschnitt mehr oder weniger stark aufgefaltete Mukosa, Neuentstehung einer Muskularis. Champy und Radu (1931), die zu ähnlichen Befunden über die Frühbereitschaft des Spiraldarmes bei *Bombinator*-Larven gelangten, vermuten, dass die Anlage des Spiraldarmes jenen Körperbezirk darstellt, der zuerst in den Zustand der Reaktionsbereitschaft gegenüber Schilddrüsenstoffen gelangt: « La sensibilité de l'intestin spiral semble apparaître la première. Les phénomènes si caractéristiques dont l'intestin est le siège s'observent déjà après thyroidisation de larves de *Bombinator* de 10 millimètres qui n'ont encore aucune ébauche de pattes, et ne paraissent avoir que l'intestin de sensible." Die Frage, ob dieser Körperbezirk tatsächlich noch früher als Flossensaum und mediane Unterlippenpartie auf den Thyroxinreiz anzusprechen vermag, kann allerdings erst dann entschieden werden, wenn es gelingt, mit Hilfe meines quantitativen Verfahrens den normogenetischen Bereitschaftsbeginn des Spiraldarmes einwandfrei zu ermitteln.

2. *Zum Problem der Natur und Wirkungsweise der bereitschaftsbestimmenden Faktoren.*

Die experimentellen Befunde über das Zustandekommen der Reaktionsbereitschaft stellen uns vor ein Problem, das für die Entwicklungsphysiologie in zunehmendem Masse an Bedeutung gewinnt: die Frage nach der Natur und Wirkungsweise der bereitschaftsbestimmenden Faktoren.

Während innerhalb des Formenkreises der Amphibien die metamorphose-auslösenden Faktoren artunspezifische sind, entscheiden

artspezifische Faktoren über die Reaktionsnorm gegenüber dem Schilddrüsenhormon. Versuche, in denen determinierte, aber noch nicht reaktionsfähige Anlagebezirke von Anurenkeimen auf Urodelenkeime transplantiert wurden, zeigen, dass die Reaktionsbereitschaft gegenüber dem Schilddrüsenhormon vollkommen unabhängig vom artfremden Transplantat-Empfänger im verpflanzten Material zustandekommt. NAKAMURA (1935) tauschte auf embryonaler Entwicklungsstufe Schwanzknospen zwischen der Anurenart *Rana japonica* und der Urodelenspezies *Hynobius nebulosus* gegenseitig aus. Die Transplantate entwickelten sich in der Folge herkunftsgemäss in charakteristische Anuren- resp. Urodelenschwänze, wobei allerdings die Epidermis der Transplantate durch diejenige der Wirtslarven verdrängt wurde. Während der Metamorphose von *Hynobius* fiel nun das *Rana*-Transplantat der vollständigen Histolyse anheim. Das Urodelen-Transplantat widerstand hingegen herkunftsgemäss dem Schilddrüsenhormon; da seine vom Transplantat-Empfänger *(Rana japonica)* gelieferte Epidermis dem Abbau verfiel, überdauerte es die Metamorphose als nackter Schwanzstamm. Aus dem Versuch von NAKAMURA geht nicht nur hervor, dass die Determination zu transitorischer Schwanzmuskulatur (Anuren-Transplantat) während der Gastrulation erfolgt, sondern auch, dass sich die Thyroxinempfindlichkeit unabhängig vom Wirtsmilieu, „autonom-mosaikartig" (HADORN, 1941) unter dem Einfluss der zelleigenen Erbfaktoren im Anuren-Schwanzstamm-Material etabliert. Wir gelangen damit zur Auffassung, dass im Genom der Anurenarten Erbfaktoren lokalisiert sind, die die Thyroxinempfindlichkeit des Schwanzstamm-Materials determinieren und kontrollieren. Man könnte etwa von bereitschaftsbestimmenden Genen sprechen.

Während des beim Bereitschaftsbeginn erfolgenden Ueberganges von der Thyroxinunempfindlichkeit in den Zustand der Reaktionsfähigkeit ändert sich offenbar die Cytoplasma-Feinstruktur der in Frage kommenden Anlagebezirke. Vergegenwärtigen wir uns das Feinstrukturmodell des reaktionsbereiten Cytoplasmas, das wir früher zur Interpretation der Dosis-Effektkurven entworfen haben (siehe Fig. 13, S. 49). Wir haben die Vorstellung entwickelt, dass im Gelgerüst des reaktionsbereiten Cytoplasmas, wahrschein-

lich an gewissen Seitenketten der Proteinfäden, spezifische Haftpunkte existieren, an denen die Thyroxinmoleküle adsorptiv gebunden zur Wirkung gelangen. Auf Grund dieser Vorstellungen würde jene Feinstrukturänderung des Cytoplasmas, die beim Zustandekommen der Thyroxinempfindlichkeit erfolgt, wahrscheinlich in der Entstehung jener spezifischen Proteinstrukturen bestehen, die, fest in der Zellstruktur verankert, als Reaktionsorte des Thyroxins funktionieren. Die Tätigkeit der bereitschaftsbestimmenden Gene würde dann offenbar darin bestehen, den enzymatischen Aufbau dieser Reaktionsorte im zelleigenen Cytoplasma der zur Thyroxinempfindlichkeit determinierten Anlagebezirke einzuleiten und zu steuern.

Durch die genaue Ermittlung des normogenetischen Bereitschaftsbeginns konnte ich zeigen, dass die auf embryonaler Entwicklungsstufe zur Thyroxinempfindlichkeit determinierten Anlagebezirke erst eine Phase der Reifung durchlaufen, ehe sie in den Zustand der Reaktionsbereitschaft gelangen. Wir schliessen aus diesem Befund, dass *sich die bereitschaftsbestimmenden Gene erst dann auswirken*[1] *können, wenn die zur Thyroxinempfindlichkeit prädestinierten Anlagebezirke einen ganz bestimmten minimalen Differenzierungsgrad erfahren haben.* Wir fanden, dass *dieser Differenzierungsgrad ein verschiedener für Anlagebezirke mit larvaler und solche mit adulter Bestimmung* ist. Während bei den in Reaktionsbereitschaft tretenden larvalen Bezirken die charakteristischen Histostrukturen ihres spätlarvalen Entwicklungszustandes bereits angelegt und in intensiver Differenzierung begriffen sind, repräsentiert die in den Zustand der Thyroxinempfindlichkeit gelangende Hinterextremitätenanlage erst den Zustand der flachen Mesenchymknospe, in der weder Muskelfasern noch Knorpelanlagen erkennbar sind, d. h. noch einen ausgesprochen embryonalen Differenzierungszustand.

Damit die Thyroxinempfindlichkeit in einem bestimmten Anlagebezirk zustandekommen kann, müssen demnach nicht nur bereitschaftsbestimmende Erbfaktoren im arteigenen Genom vor-

[1] Wir unterscheiden streng zwischen dem uns unbekannten Aktivitätsbeginn der Gene und dem feststellbaren Beginn ihrer Auswirkung (Expressionsbeginn).

handen sein, sondern der zur Erlangung der Reaktionsbereitschaft determinierte Bezirk muss erst in einen bestimmten Zustand minimaler Differenzierung gelangen, der die Auswirkung der bereitschaftsbestimmenden Gene ermöglicht. Beim Erreichen dieses Entwicklungsgrades sind im Cytoplasma des in Frage kommenden Anlagebezirkes offenbar die Baumaterialien bereitgestellt und die Reaktionsbedingungen zustandegekommen, die für den enzymatischen Aufbau der Reaktionsorte erforderlich sind. Während des Reifungsprozesses, den die auf embryonaler Stufe zur Thyroxinempfindlichkeit determinierten Anlagebezirke durchlaufen, ehe sie die Reaktionsbereitschaft erfahren, stellen sich also offenbar jene Cytoplasmabedingungen ein, die Vorbedingung für die genkontrollierte Synthese der Reaktionsorte des Thyroxins sind.

Wir sind uns bewusst, dass die hier entwickelten Vorstellungen über die Natur und Wirkungsweise der bereitschaftsbestimmenden Faktoren wohl nur ein unvollkommenes Bild von der Wirklichkeit vermitteln können. Sie mögen aber lediglich dazu dienen, ein von diesem Standpunkt aus bisher von wenigen Autoren bearbeitetes Phänomen in seiner Bedeutung für die Entwicklungsphysiologie zu würdigen und zur Diskussion zu stellen.

ZUSAMMENFASSUNG DER ERGEBNISSE

1. Die Thyroxin-induzierte Metamorphose bei *Rana temporaria* wird einer biometrischen Analyse unterzogen. Es wird ein objektives Verfahren zur Bestimmung des morphogenetischen Thyroxineffektes und zur Ermittlung der regionalen Latenzzeiten ausgearbeitet.

2. Durch eingehendes Literaturstudium und durch die Analyse des regionalen Metamorphoseablaufs bei Larven, die in reaktionsfähigem Zustand einer überschwelligen Thyroxinbehandlung unterzogen wurden, wird versucht, einen Einblick in den Induktionsmechanismus der Anurenmetamorphose zu gewinnen.

3. Die Konzentrationsabhängigkeit der Thyroxinwirkung wird präzisiert. Die Wirkungskurven des Thyroxins sind durch das Fehlen eines Wendepunktes und durch die mit steigender Thyroxin-Aussenkonzentration allmählich erfolgende Einstellung eines Maximaleffektes gekennzeichnet. Eine Hemmung der Thyroxinwirkung bei massiven Konzentrationen, wie sie von ALLEN (1932) vermutet worden ist, kann innerhalb der Löslichkeitsgrenze des Thyroxins im Kaulquappen-Versuch nicht beobachtet werden.

4. Der Verlauf der Wirkungskurven wird durch die Annahme gedeutet, dass das in den Larvenkörper eingedrungene Thyroxin an seinen im Cytoplasma (retikuläres System) verankerten Reaktionsorten adsorbiert zur Wirkung gelange. Mit Hilfe der Adsorptionshypothese lässt sich eine Beziehung zwischen Thyroxin-Aussenkonzentration und Latenzzeit ableiten, die den empirischen Kurvenverlauf quantitativ richtig zu beschreiben vermag.

5. Verlauf und Temperaturabhängigkeit der frühlarvalen Normogenese von *Rana temporaria* werden präzisiert, da ihre genaue Kenntnis für die experimentelle Analyse der Frühbereitschaft des Metamorphose-Reaktionssystems unerlässlich ist.

6. In Uebereinstimmung mit den Befunden früherer Autoren konnte beobachtet werden, dass sich eine auf embryonaler oder frühlarvaler Entwicklungsstufe einsetzende Thyroxinbehandlung erst nach dem Erreichen des Jungkaulquappen-Stadiums sichtbar auszuwirken beginnt. Dieser Tatbestand ermöglicht uns lediglich eine grobe Abschätzung (obere Grenze) des Bereitschaftsbeginns.

7. Die Induktion von Frühmetamorphose-Reaktionen wird diskutiert und verschiedene Spezialfälle der Thyroxinbehandlung noch nicht reaktionsbereiter Anurenkeime und -larven werden in der Form theoretischer Schemata veranschaulicht. Hierauf aufbauend, gelingt es, ein quantitatives Verfahren zur Ermittlung des Bereitschaftsbeginns zu entwickeln und auszuarbeiten.

8. Dieses Verfahren beruht auf der Analyse der Abhängigkeit zwischen Behandlungsbeginn und Latenzzeit (A_e, L — Beziehung). In den A_e, L-Kurven tritt ein markanter Knickpunkt auf. Durch Deduktion der A_e, L — Abhängigkeit wird gezeigt, dass der Behandlungsbeginn, bei dem dieser Knickpunkt auftritt, mit dem Alter identisch ist, in dem sich die Thyroxinempfindlichkeit konstituiert.

9. Die experimentelle Ueberprüfung der theoretisch hergeleiteten A_e, L-Abhängigkeit ergibt eine Uebereinstimmung zwischen empirischem und hypothetischem Kurvenverlauf. Diese Koinzidenz zwischen den theoretischen Folgerungen und den experimentellen Befunden ermöglicht es uns, den normogenetischen Bereitschaftsbeginn verschiedener Anlagebezirke aus der empirischen Lage der in den A_e, L-Abhängigkeiten auftretenden Knickpunkte zu ermitteln.

10. Das Stundenalter, in dem bei *Rana temporaria* die Reaktionsbereitschaft gegenüber dem Schilddrüsenhormon in den zur Thyroxinempfindlichkeit determinierten Anlagebezirken zustandekommt, erweist sich als ein regionalspezifisches. Der Bereitschaftszustand etabliert sich in den von mir untersuchten Anlagebezirken in der folgenden Reihenfolge:

I. Ventraler Flossensaum, dorsaler Flossensaum und mediane Unterlippenpartie.

II. Oberer Hornkiefer.

III. Schwanzstamm, unterer Hornkiefer und laterale Unterlippenpartie.

IV. Linkes Operkulum.

V. Hinterextremitätenanlage.

11. Die Frühbereitschaft des Metamorphose-Reaktionssystems konstituiert sich bei *Rana temporaria* L. nicht — wie bisher angenommen worden ist — erst im Stadium der Jungkaulquappe, sondern bereits während jener Normogenese-Phase, in der sich die Junglarve in die Jungkaulquappe umwandelt, im Flossensaum und in der medianen Partie der Unterlippe schon in einem Entwicklungsstadium, in dem die Larve noch beidseitig äussere Kiemen trägt und in dem die Operkelüberwachsung eben erst in Gang gekommen ist.

12. Aus meinen Versuchen ergibt sich, dass die auf embryonaler Entwicklungsstufe zur Thyroxinempfindlichkeit determinierten Anlagebezirke vorerst noch nicht auf den Thyroxinreiz anzusprechen vermögen. Sie müssen erst einen ganz bestimmten Dif-

ferenzierungsgrad erfahren, ehe sie in den Zustand der Reaktionsbereitschaft gegenüber dem Schilddrüsenhormon gelangen. Dieser minimale Differenzierungsgrad ist ein verschiedener für Anlagebezirke mit larvaler und für solche mit adulter Bestimmung. Während bei den in Reaktionsbereitschaft tretenden larvalen Bezirken die charakteristischen Histostrukturen ihres spätlarvalen Entwicklungszustandes bereits angelegt und in intensiver Differenzierung begriffen sind, repräsentiert die in den Zustand der Thyroxinempfindlichkeit gelangende Hinterextremitätenanlage noch einen ausgesprochen embryonalen Differenzierungszustand (Zustand der flachen Mesenchymknospe). Ich nehme an, dass sich während des Reifungsprozesses, den die zur Thyroxinempfindlichkeit determinierten Anlagebezirke durchlaufen, ehe sie in den Zustand der Reaktionsbereitschaft gelangen, die spezifischen Cytoplasmabedingungen einstellen, die für die Auswirkung der bereitschaftsbestimmenden Erbfaktoren entscheidend sind.

SUMMARY

1. Thyroxin-induced metamorphosis in Anura has been studied biometrically. An objective method has been established for measuring the morphogenetic effect of thyroxin, and regional reaction times.

2. With this method, dosage-effect relations have been determined. The dosage-effect curves have no point of inflection. The effect of thyroxin at first increases rapidly with increasing concentration, then more slowly, and reaches a maximum which remains constant with further increase in dose. An inhibition of the effect of thyroxin by massive dosage, reported by Allen (1932), could not be observed within the solubility-range of thyroxin.

3. In explanation of the dosage-effect curves, it is assumed that thyroxin which has penetrated into the body of the tadpole is adsorbed on certain structures in the reticular system of the cytoplasm (reaction-points) and exerts its action in the adsorbed state. With the help of this hypothesis we can fit a curve which is in good agreement with the empirical data representing the relation between thyroxin-concentration and duration of latent period.

4. The normal early larval development of *Rana temporaria* and the effect of temperature on rate of development are described in detail. Exact knowledge in these respects is essential for experimental analysis of the process of the establishment of thyroxin-sensitivity.

5. In accordance with the findings of earlier authors, it was observed that the effect of thyroxin treatment in the embryo or young larva with external gills becomes first visible at the stage of the young tadpole. This fact provides only a rough estimation (upper limit) of the time of onset of thyroxin sensitivity.

6. There is a theoretical discussion of the induction of early metamorphic reactions by thyroxin treatment in Anuran embryos and larvae which were not sensitive at the beginning of treatment. On this basis, a quantitative method can be developed for determining the time of origin of thyroxin sensitivity.

7. This method is based on the analysis of the curves in which age at which treatment begins (A_e) is plotted against the duration of latent period (L). There is an abrupt discontinuity in slope in the A_e, L-curves. The A_e, L-function is deduced on the basis of certain assumptions and for defined experimental conditions. It is shown that the age of beginning of treatment corresponding to the discontinuity in slope is in fact identical with the age at which thyroxin sensitivity is established.

8. The theoretically deduced A_e, L-relation coincides with the experimental data. This agreement enables us to determine the beginning of thyroxin sensitivity for each body region, according to the empirically determined discontinuity in slope for that region.

9. The time of appearence of thyroxin sensitivity is not the same for each body-region, but develops successively in the following order:

I. Ventral tail-fin, dorsal tail-fin, and middle part of lower lip.
II. Upper horny jaws.
III. Axis of tail (musculature, skeletal tissue, chorda), lower horny jaws, and lateral parts of lower lip.
IV. Left operculum.
V. Hind-limb bud.

10. The beginning of thyroxin-sensitivity in *Rana temporaria* occurs not at the stage of the young tadpole as has been stated previously, but during the period in which the young larva with external gills is transformed into the young tadpole. In the tail-fin and in the median part of the lower lip sensitivity has already begun at the stage of development in which the larva still has external gills on each side, and operculum formation is just starting.

11. It is concluded from the experiments that the body regions whose thyroxin sensitivity is determined at embryonic stages can not immediately react to thyroxin. They must first reach a minimal degree of histological differentiation before thyroxin sensitivity becomes established. This minimal stage of differentiation is a different one for anlagen of transitory organs (such as the tail), and for organs which are destined to become functional only after metamorphosis (such as the limbs). In the transitory organs the characteristic histological structures of the late larval stage of development are already established, and display intensive differentiation when thyroxin sensitivity begins. On the other hand, the hind-limb bud for instance represents still a typical embryonic stage of differentiation (stage of the flat mesenchyme bud) at the time of onset of reactivity to thyroxin. It is assumed that during this process of acquiring the sensitivity, specific cytoplasmic conditions come into existence, for whose origin hereditary factors are responsible.

ZITIERTE LITERATUR

1928. Abderhalden, E. und Wertheimer, E. *Studien über die Wirkung des Thyroxins auf den tierischen Organismus und insbesondere auf die Wärmeregulation des Gleichwarmblüters.* Pflügers Arch., *219.*

1916. Adler, L. *Untersuchungen über die Entstehung der Amphibienneotenie; zugleich ein Beitrag zur Physiologie der Amphibienschilddrüse.* Pflügers Arch., *164.*

1926. Aleschin, B. W. *Die aktuelle Reaktion des Gewebssaftes bei normaler und beschleunigter Metamorphose von Rana temporaria.* Biochem. Z., *171.*

1935. —— *La colloïde intracellulaire dans les cellules thyroïdiennes.* Bull. d'Histologie, *12.*

1936. —— *Die Schilddrüse in der Entwicklung und in der Metamorphose von Rana temporaria.* Acta Zoologica, *17.*

1916. Allen, B. M. *The results of extirpation of the anterior lobe of the hypophysis and of the thyroid of Rana pipiens larvae.* Science 44. No. 1143.

1918. —— *The results of thyroid removal in the larvae of Rana pipiens.* J. of exp. Zool., *24*/3.

1919. ALLEN, B. M. *The development of the thyroid glands of Bufo and their normal relation to metamorphosis.* J. Morph., *32.*

1932. —— *The response of Bufo larvae to different concentrations of thyroxin.* Anatom. Record, *54*/1.

1935. ALPHONSE, P. et BAUMANN, G. *Contribution à l'étude de la métamorphose expérimentale des amphibiens anoures sous l'action de la thyroxine. La perforation de l'opercule branchial.* Arch. d'Anat., d'Histol. et d'Embryol., *19.*

1943. ASTWOOD, E. B. *The chemical nature of compounds which inhibit the function of the thyroid gland.* J. Pharm. and exp. Therapy, *78.*

1935. ATLAS, M. *The effect of temperature on the development of Rana pipiens.* Phys. Zool., *8.*

1934 *a.* BELKIN, R. *Influence de la température sur la métamorphose provoquée par la thyroïdine chez Rana temporaria.* C. R. Soc. Biol., *115.*

1934 *b.* —— *Influence de la température sur la métamorphose provoquée par la thyroïdine chez l'axolotl.* C. R. Soc. Biol., *115.*

1921. BILSKI, F. *Ueber den Einfluss des Lebensraumes auf das Wachstum der Kaulquappen.* Pflügers Arch., *188.*

1942. BOUNHIOL, J. J. Le déterminisme des métamorphoses chez les amphibiens. Hermann & Cie., Paris.

1906. BRAUS, H. *Vordere Extremität und Operculum bei Bombinator-Larven. Ein Beitrag zur Kenntnis morphogener Correlation und Regulation.* Gegenbauers Morph. Jahrb., *35.*

1933. BREDT, H. *Histologische Untersuchungen zur Wirkung des Thyroxins im Kaulquappenversuch.* Arch. f. Entw'mech., *129.*

1922 *a.* CHAMPY ,Ch. *L'action de l'extrait thyroïdien sur la multiplication cellulaire. Caractère électif de cette action.* Arch. morph. génér. et expér., *4.*

1922 *b.* —— *Sexualité et hormones.* Doin, Paris.

1931. CHAMPY, Ch. et RADU, L. *Etude quantitative de l'action de la thyroxine sur la métamorphose des Amphibiens.* C. R. Ass. Anat., 26e réunion, Varsovie.

1927. COTRONEI, G. *Nuove osservazioni sull'influenza del sistema nervoso in relazione a nutrizione con tiroide nella morfogenesi degli Anfibi Anuri.* Atti Accad. dei Lincei Rendiconti, Ser. 6, *5.*

1916. DOMS, H. *Ueber den Einfluss der Temperatur auf Wachstum und Differenzierung der Organe während der Entwicklung von Rana esculenta.* Arch. f. mikrosk. Anat., *87.*

1930. ETKIN, W. *Growth of the thyroid gland of Rana pipiens in relation to metamorphosis.* Biol. Bull., *54.*

1932. —— *Growth and resorption phenomena in anuran metamorphosis.* Physiol. Zool., *5.*

1935. —— *Thyroxin concentration and the metamorphic pattern in anura.* J. exp. Zool., *71.*

1936. Etkin, W. *The development of the thyroid gland.* J. of Morph., *59.*

1947. Fischer, R. *Die Beeinflussung der Thyroxinwirkung durch Vitamin E im Kaulquappen-Metamorphoseversuch.* Z. für Vitaminforschung, *18*, Heft 4.

1929. Fontès, G. und Aron, M. *Mode d'action qualitative et quantitative de la thyroxine synthétique. Son influence sur la métamorphose des larves d'Anoures.* C. R. Soc. Biol., *102.*

1922. Freundlich, H. Kapillarchemie, II. Aufl., Leipzig.

1939. Gasche, P. *Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung von Salamandra Salamandra L. mit besonderer Berücksichtigung der Winterphase, der Metamorphose und des Verhaltens der Schilddrüse (Glandula thyreoidea).* Rev. Suisse de Zool., *46.*

1945. —— *Einfache Aufzuchtmethode von Rana-temporaria-Larven mit Brennesselpulver (Herba Urticae)*, Experientia, *I/5.*

1946 *a.* —— *Zur Frage des Angriffspunktes des Thiouracil.* Experientia, *II/1.*

1946 *b.* —— *Wirksamkeit schilddrüsenhemmender Stoffe auf die Xenopusmetamorphose.* Experientia, *II/1.*

1922. Gayda, T. Arch. di Fisiol., 20, Heft 3: zit. nach Trendelenburg (1934).

1937. Geigy, R. *Entwicklungsphysiologische Untersuchungen über die Anurenmetamorphose.* I. Verh. Schweiz. Naturf. Ges. Genf.

1938. —— *Entwicklungsphysiologische Untersuchungen über die Anuren- und Urodelenmetamorphose.* II. Verh. Schweiz. Naturf. Ges. Chur.

1941 *a.* —— *Thyroxineinwirkung auf verschieden weit entwickelte Froschlarven.* Verh. Schweiz. Naturf. Ges. Basel.

1941 *b.* — *Die Metamorphose als Folge gewebsspezifischer Determination.* Rev. Suisse de Zool., *48*, Nr. 9.

1941. Geigy, R. und Portmann, A. *Versuch einer morphologischen Ordnung der tierischen Entwicklungsvorgänge.* Die Naturwissenschaften, *29.*

1906. Goeppert, E. *Die Entwicklung des Mundes und der Mundhöhle mit Drüsen und Zunge; die Entwickelung der Schwimmblase, der Lunge und des Kehlkopfes bei den Wirbeltieren.* In O. Hertwig: Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwickelungslehre der Wirbeltiere, G. Fischer, Jena.

1931/1932. Grant, M. *The mechanism of colloid release from the urodele thyroid during diagnostic stages of metamorphosis (Amblystoma jeffersonianum, Amblystoma opacum).* Anat. Record, *51.*

1912. Gudernatsch, J. F. *Feeding experiments on tadpoles.* I. *The influence of specific organs given as food on growth and differentiation.* Arch. f. Entw' mech., *35.*

1914. —— *Feeding experiments on tadpoles.* II. *A further contribution to the knowledge of organs with internal secretions.* Amer. J. of Anat., *15.*

1889. Gutzeit, E. *Die Hornzähne der Batrachierlarven.* Z. für wiss. Zool., *49.*

1941. Hadorn, E. *Hormonale und genetische Voraussetzungen der Metamorphose.* Rev. Suisse de Zool., *48*, Nr. 9.

1927. Harington, C. R. and Barger, J. *Chemistry of thyroxin. III. Constitution and synthesis of thyroxin.* Biochem. J., *21.*

1929. Helff, O. M. *Growth and differentiation of anuran tongue during metamorphosis.* Physiol. Zool., *2.*

1932. —— *Hydrogen-ion concentration of the blood of Anuran larvae during involution.* Biol. Bull., *63/3.*

1929. Helff, O. M. and Clausen, H. J. *The atrophy of anuran tail muscle during metamorphosis.* Physiol. Zool., *2.*

1931. Henschel, H. und Steuber, M. *Ueber die Bedeutung der Schilddrüse für den Stoffwechsel der Amphibien.* Arch. f. exp. Path. *160.*

1889. Héron-Royer et Ch. van Bambeke. *Le vestibule de la bouche chez les têtards des batraciens anoures d'Europe; sa structure, ses caractères chez les diverses espèces.* Arch. de Biol., *9.*

1938. Holtfreter, J. *Veränderungen der Reaktionsweise im alternden isolierten Gastrulaektoderm.* Arch. f. Entw' mech., *138.*

1917. Hoskins, E. R. and M. M. *On thyroidectomy in amphibia.* Anat. Record, *11.*

1919. —— *Growth and development of amphibia as affected by thyroidectomy.* J. of exp. Zool., *29.*

1944. Hughes, A. M. and Astwood, E. B. *Inhibition of metamorphosis in tadpoles by thiouracil.* Endocrinology, *34.*

1923. Huxley, J. S. *Experiments with thyroid preparations on Amphibia.* Quart. J. of exp. Physiol., Suppl. (153).

1929. —— *Thyroid and Temperature in Cold-blooded Vertebrates.* Nature, *123.*

1922. Huxley, J. S. and Hogben, L. T. *Experiments on Amphibian metamorphosis and pigment responses in relation to internal secretions.* Proc. Roy. Soc. Lond., *93 B.*

1947. Hoeber, R. *Physikalische Chemie der Zellen und Gewebe.* Deutsche Uebersetzung. Stämpfli, Bern.

1920. Jarisch, A. *Ueber die Wirkung der Schilddrüse auf Kaulquappen.* Pflügers Arch., *179.*

1889. Keiffer, H. *Recherches sur la structure et le développement des dents et du bec cornés chez Alytes obstetricans.* Arch. de Biol., *9.*

1915. Kendall, E. C. *A method for the decomposition of the proteins of the thyroid, with a description of certain constituents.* J. of biol. Chem., *20.*

1919. Kollmann, M. *Quelques précisions sur l'accélération de la métamorphose des Batraciens anoures sous l'influence de l'extrait de thyroïde.* C. R. Soc. Biol., *82.*

1914. KORNFELD, W. *Abhängigkeit der metamorphotischen Kiemenrückbildung vom Gesamtorganismus der Salamandra maculosa.* Arch. f. Entw' mech., *40*.

1927. KOSMIN, N. P. und RESNITSCHENKO, M. S. *Ueber die Bedeutung der Ca- und K-Jonen für die Wirksamkeit des Thyroxins.* Trans. Lab. Exp. Biol., Zoopark Moskau, *3*.

1927. KREMER, J. *Die Metamorphose und ihre Bedeutung für die Zellforschung.* II. Amphibia. Z. f. mikr. anat. Forschung, *9*.

1931. KRICHEL, W. *Der Einfluss thyreoidaler Substanzen auf Larven von Bufo viridis und die Bedeutung dieser Stoffe für die Entwicklung der Keimdrüse bis zur Metamorphose.* Zool. Jahrb. (Physiologie), *48*.

1933. KUHN, O. *Ueber morphogenetische Schilddrüsenhormonwirkungen in frühen Entwicklungsstadien.* Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-physik. Klasse.

1945. LEHMANN, F. E. *Einführung in die physiologische Embryologie.* Verlag Birkhäuser, Basel.

1945. LINDER, A. *Statistische Methoden für Naturwissenschafter, Mediziner und Ingenieure.* Birkhäuser, Basel.

1929. LINDEMAN, V. F. *Integumentary pigmentation in the frog, Rana pipiens, during metamorphosis, with especial reference to tailskin histolysis.* Physiol. Zool., *2*.

1922. MAYEROWNA, Z. *La glande thyroïde des Amphibiens au moment de la métamorphose.* C. R. Soc. Biol., *87*.

1936. MEISENHEIMER, M. *Die jahrescyclischen Veränderungen der Schilddrüse von Rana temporaria L. und ihre Beziehungen zur Häutung.* Z. f. wiss. Zool., *148*.

1939. MOORE, J. A. *Temperature tolerance and rates of development in the eggs of Amphibia.* Ecology, *20*.

1932. MORITA, S. *Quantitative Untersuchungen über die Schilddrüse von Bufo in Beziehung zur Metamorphose.* J. of Science of Hiroshima Univers., Series B, Div. 1, *2*.

1947. MOSER, H. *Ein Verfahren zur kolorimetrischen Bestimmung des Thyroxins.* Experientia, *III/3*.

1935. NAKAMURA, O. *Reciprocal transplantation of tails between Urodele and Anuran larvae.* Botany and Zoology Jap., *5*. No. 5.

1936 *a*. —— *Relation between limb development and tail resorption in Anura.* Botany and Zoology Jap., *6*.

1936 *b*. —— *Experiments on the metamorphosis of mouth parts.* Botany and Zool. Jap., *6*.

1942. NEEDHAM, J. *Biochemistry and morphogenesis.* Cambridge University Press.

1931. NOBLE, G. K. *The biology of the amphibia.* McGraw-Hill book Company, Inc. New York and London.

1923. ROMEIS, B. *Histologische Untersuchungen zur Analyse der Wirkung der Schilddrüsenfütterung auf Froschlarven. I. Einleitung; Versuchsprotokolle; Ergebnisse derselben.* Arch. f. Entw' mech., *98.*

1924. —— *Histologische Untersuchungen zur Analyse der Schilddrüsenfütterung auf Froschlarven.* II. *Die Beeinflussung der Entwicklung der vorderen Extremität und des Brustschulterapparates.* Arch. f. Entw' mech., *101.*

1945. ROTH, P. *Contribution à l'étude de la thyroxine et des substances antagonistes dans la métamorphose expérimentale des Batraciens anoures.* Thèse, Université de Paris.

1932. ROTHLIN, E. *M. S. 222 (lösliches Anästhesin), ein Narkotikum für Kaltblüter.* Schweiz. Med. W'schr., *62*, Nr. 45.

1924. SEMBRAT, K. *Recherches expérimentales sur les facteurs provoquant la métamorphose de l'intestin chez les têtards des Anoures (Pelobates fuscus Laur.).* C. R. Soc. Biol., *90.*

1906. SCHAUINSLAND, H. *Die Entwickelung der Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein.* In O. HERTWIG, Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwickelungslehre der Wirbeltiere. G. Fischer, Jena.

1934. SCHREIBER, G. *L'applicazione delle leggi d'azione degli ormoni alla metamorfosi degli Anuri.* Arch. Zool. Ital., *20.*

1938. —— *Ricerche sperimentali sulla neotenia degli Urodeli. L'azione della tiroxina sugli innesti xenoplastici di pelle.* Arch. Zool. Ital., *27.*

1926. SCHUBERT, M. *Untersuchungen über die Wechselbeziehungen zwischen wachsenden und reduktiven Geweben. Erste Mitteilung.* Z. f. mikr. anat. Forschung, *6.*

1927. —— *Untersuchungen über die Wechselbeziehungen zwischen wachsenden und reduktiven Geweben. Zweite Mitteilung.* Z. f. mikr. anat. Forschung, *8.*

1869. SCHULZE, F. E. *Ueber cuticulare Bildungen und Verhornung von Epithelzellen bei den Wirbeltieren.* Arch. f. mikr. Anat., *5.*

1922. SCHULZE, W. *Weitere Untersuchungen über die Wirkung inkretorischer Drüsensubstanzen auf die Morphogenie.* II. *Neotenie und gesteigertes Wachstum nach Thyroidektomie bei Larven von Rana fusca. Wiederbeginn der Fortentwicklung durch Verfütterung von Rinderschilddrüse.* Arch. f. Entw'mech., *52.*

1924. —— *Weitere Untersuchungen über die Wirkung inkretorischer Drüsensubstanzen auf die Morphogenie.* III. *Ueber die Sprengung der Harmonie der Entwicklung.* Arch. f. Entw'mech., *101.*

1933. SCHWIND, J. L. *Tissue specificity at the time of metamorphosis in frog larvae.* J. of exp. Zool., *66*/1.

1926. STEPPUHN, O., PEWSNER, G. und TIMOFEJEWA, A. *Ueber das Wesen der Autolyse.* VI. *Mitteilung: Die Autoproteolyse ganzer Tierkörper unter verschiedenen Bedingungen.* Biochem. Z., *175.*

1944. Sutter, E. *Die chemische Bestimmung des Heteroauxins und Versuche über seine Aufnahme durch die Pflanze.* Ber. d. Schweiz. Bot. Ges., *54.*

1922 *a.* Swingle, W. W. *Experiments with Necturus and axolotl thyroid.* Anat. Record, *23.*

1922 *b.* —— *The thyroid glands of perennibranchiate amphibians.* Anat. Record, *23.*

1931. Taniguchi, T. *Experimentelle Studien über die Neotenie bei Amphibien.* Folia Anat. Jap., *9.*

1934. Trendelenburg, P. *Die Hormone, ihre Physiologie und Pharmakologie.* Julius Springer, Berlin.

1921. Uhlenhuth, E. *The effect of iodine and iodothyrine on the larvae of salamanders.* II. *The relation between metamorphosis and limb development in Salamander larvae.* Biol. Bull., *41*, Nr. 6.

1927. —— *Die Morphologie und Physiologie der Salamander-Schilddrüse.* I. *Histologisch-embryologische Untersuchung des Sekretionsprozesses in den verschiedenen Lebensperioden der Schilddrüse des Marmorsalamanders, Ambystoma opacum.* Arch. f. Entw'mech., *109.*

1932. Waddington, C. H. *Experiments on the Development of Chick and Duck-Embryos, cultivated in vitro.* Phil. Transactions of the Royal Soc. *B*, London, *221.*

1936. —— *A failure of induction in normal development.* Brit. J. of exp. Biol., *13.*

1942. Witschi, E. *Hormonal regulation of development in lower vertebrates.* Cold Spring Harbor Symposia on quantitative Biology, *10* (145).

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

PIERRE REVILLIOD
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

GASTON MERMOD
Conservateur de zoologie et malacologie

ET

ÉMILE DOTTRENS
Assistant de zoologie
au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

TOME 57

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1950



Tome 57 Fascicule 1 (Nos 1-5) Février 1950.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

PIERRE REVILLIOD
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

GASTON MERMOD
Conservateur de zoologie et malacologie

ET

ÉMILE DOTTRENS
Assistant de zoologie
au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG
1950

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 57. En cours de publication.

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 60.— **Union postale Fr. 65.—**
(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle, Genève



PUBLICATIONS
DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

En vente chez GEORG & Cie, libraires à Genève.

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

Fasc. 1.	SARCODINÉS par E. PENARD	Fr. 12.50
Fasc. 2.	PHYLLOPODES par Th. STINGELIN	» 12.50
Fasc. 3.	ARAIGNÉES par R. DE LESSERT	» 40.—
Fasc. 4.	ISOPODES par J. CARL	» 8.—
Fasc. 5.	PSEUDOSCORPIONS par R. DE LESSERT	» 5.50
Fasc. 6.	INFUSOIRES par E. ANDRÉ	» 18.—
Fasc. 7.	OLIGOCHÈTES par E. PIGUET et K. BRETSCHER	» 18.—
Fasc. 8.	COPÉPODES par M. THIÉBAUD	» 18.—
Fasc. 9.	OPILIONS par R. DE LESSERT	» 11.—
Fasc. 10.	SCORPIONS par R. DE LESSERT	» 3.50
Fasc. 11.	ROTATEURS par E.-F. WEBER et G. MONTET	» 36.—
Fasc. 12.	DÉCAPODES par J. CARL	» 11.—
Fasc. 13.	ACANTHOCÉPHALES par E. ANDRÉ	» 11.—
Fasc. 14.	GASTÉROTRICHES par G. MONTET	» 18.—
Fasc. 15.	AMPHIPODES par J. CARL	» 12.50
Fasc. 16.	HIRUDINÉES, BRANCHIOBDELLES et POLYCHÈTES par E. ANDRÉ	» 17.50
Fasc. 17.	CESTODES par O. FUHRMANN	» 30.—
Fasc. 18.	GASTÉROPODES par G. MERMOD	» 55.—

LES OISEAUX DU PORT DE GENÈVE EN HIVER

par F. DE SCHAECK

Avec 46 figures dans le texte. Fr. 7.—

En vente au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

CATALOGUE ILLUSTRÉ DE LA COLLECTION LAMARCK

appartenant au

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

1re partie. — FOSSILES

1 vol. 4° avec 117 planches. Fr. 300.—

IMPRIMÉ EN SUISSE

Tome 57. Fascicule 2 (Nos 6-9) Avril 1950.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

PIERRE REVILLIOD
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

GASTON MERMOD
Conservateur de zoologie et malacologie

ET

ÉMILE DOTTRENS
Assistant de zoologie
au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG
1950

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 57. En cours de publication.

(Voir suite page 3 de la couverture)

Tome 57. Fascicule (Nos 10-32) Juillet 1950.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

PIERRE REVILLIOD
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

GASTON MERMOD
Conservateur de zoologie et malacologie

ET

ÉMILE DOTTRENS
Assistant de zoologie
au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

Ce fascicule renferme les travaux présentés à l'Assemblée générale de la Société zoologique suisse, tenue à Genève, les 1er et 2 avril 1950

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG
1950

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 57. En cours de publication.

(Voir suite page 3 de la couverture)

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 60.— **Union postale Fr. 65.—**
(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle, Genève

PUBLICATIONS
DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

En vente chez GEORG & Cie, libraires à Genève.

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

Fasc. 1.	SARCODINÉS par E. Penard	Fr. 12.50
Fasc. 2.	PHYLLOPODES par Th. Stingelin	» 12.50
Fasc. 3.	ARAIGNÉES par R. de Lessert	» 40.—
Fasc. 4.	ISOPODES par J. Carl	» 8.—
Fasc. 5.	PSEUDOSCORPIONS par R. de Lessert	» 5.50
Fasc. 6.	INFUSOIRES par E. André	» 18.—
Fasc. 7.	OLIGOCHÈTES par E. Piguet et K. Bretscher	» 18.—
Fasc. 8.	COPÉPODES par M. Thiébaud	» 18.—
Fasc. 9.	OPILIONS par R. de Lessert	» 11.—
Fasc. 10.	SCORPIONS par R. de Lessert	» 3.50
Fasc. 11.	ROTATEURS par E.-F. Weber et G. Montet	» 36.—
Fasc. 12.	DÉCAPODES par J. Carl	» 11.—
Fasc. 13.	ACANTHOCÉPHALES par E. André	» 11.—
Fasc. 14.	GASTÉROTRICHES par G. Montet	» 18.—
Fasc. 15.	AMPHIPODES par J. Carl	» 12.50
Fasc. 16.	HIRUDINÉES, BRANCHIOBDELLES et POLYCHÈTES par E. André	» 17.50
Fasc. 17.	CESTODES par O. Fuhrmann	» 30.—
Fasc. 18.	GASTÉROPODES par G. Mermod	» 55.—

LES OISEAUX DU PORT DE GENÈVE EN HIVER

par F. de Schaeck

Avec 46 figures dans le texte. Fr. 7.—

En vente au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

CATALOGUE ILLUSTRÉ DE LA COLLECTION LAMARCK

appartenant au

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

1re partie. — FOSSILES

1 vol. 4° avec 117 planches. Fr. 300.—

IMPRIMÉ EN SUISSE

Tome 57 Fascicule 4 (Nos 33-37) Décembre 1950

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

PIERRE REVILLIOD
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

GASTON MERMOD
Conservateur de zoologie et malacologie

ET

ÉMILE DOTTRENS
Assistant de zoologie
au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG
1950

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 57. En cours de publication.

(Voir suite page 3 de la couverture)

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 60.— **Union postale Fr. 65.—**

(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle, Genève

Pages

PUBLICATIONS
DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

IMPRIMÉ EN SUISSE

Tome 57 Fascicule supplémentaire n° 1 Mars 1950

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

PIERRE REVILLIOD
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

GASTON MERMOD
Conservateur de zoologie et malacologie

ET

ÉMILE DOTTRENS
Assistant de zoologie
au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG
1950

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 57. En cours de publication.

(Voir suite page 3 de la couverture)

PUBLICATIONS
DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

En vente chez GEORG & Cie, libraires à Genève.

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

Fasc. 1.	SARCODINÉS par E. PENARD	Fr. 12.50
Fasc. 2.	PHYLLOPODES par Th. STINGELIN	» 12.50
Fasc. 3.	ARAIGNÉES par R. DE LESSERT	» 40.—
Fasc. 4.	ISOPODES par J. CARL	» 8.—
Fasc. 5.	PSEUDOSCORPIONS par R. DE LESSERT	» 5.50
Fasc. 6.	INFUSOIRES par E. ANDRÉ	» 18.—
Fasc. 7.	OLIGOCHÈTES par E. PIGUET et K. BRETSCHER	» 18.—
Fasc. 8.	COPÉPODES par M. THIÉBAUD	» 18.—
Fasc. 9.	OPILIONS par R. DE LESSERT	» 11.—
Fasc. 10.	SCORPIONS par R. DE LESSERT	» 3.50
Fasc. 11.	ROTATEURS par E.-F. WEBER et G. MONTET	» 36.—
Fasc. 12.	DÉCAPODES par J. CARL	» 11.—
Fasc. 13.	ACANTHOCÉPHALES par E. ANDRÉ	» 11.—
Fasc. 14.	GASTÉROTRICHES par G. MONTET	» 18.—
Fasc. 15.	AMPHIPODES par J. CARL	» 12.50
Fasc. 16.	HIRUDINÉES, BRANCHIOBDELLES et POLYCHÈTES par E. ANDRÉ	» 17.50
Fasc. 17.	CESTODES par O. FUHRMANN	» 30.—
Fasc. 18.	GASTÉROPODES par G. MERMOD	» 55.—

LES OISEAUX DU PORT DE GENÈVE EN HIVER

par F. DE SCHAECK

Avec 46 figures dans le texte. Fr. 7.—

En vente au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

CATALOGUE ILLUSTRÉ DE LA COLLECTION LAMARCK

appartenant au

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

1re partie. — FOSSILES

1 vol. 4° avec 117 planches. Fr. 300.—

IMPRIMÉ EN SUISSE

Tome 57 Fascicule supplémentaire n° 2 Septembre 1950

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

PIERRE REVILLIOD
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

GASTON MERMOD
Conservateur de zoologie et malacologie

ET

ÉMILE DOTTRENS
Assistant de zoologie
au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG
1950

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 57. En cours de publication.

(Voir suite page 3 de la couverture)

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 60.— **Union postale Fr. 65.—**

(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle, Genève

PUBLICATIONS
DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

En vente chez GEORG & Cie, libraires à Genève.

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

Fasc. 1.	SARCODINÉS par E. PENARD	Fr.	12.50
Fasc. 2.	PHYLLOPODES par Th. STINGELIN	»	12.50
Fasc. 3.	ARAIGNÉES par R. DE LESSERT	»	40.—
Fasc. 4.	ISOPODES par J. CARL	»	8.—
Fasc. 5.	PSEUDOSCORPIONS par R. DE LESSERT	»	5.50
Fasc. 6.	INFUSOIRES par E. ANDRÉ	»	18.—
Fasc. 7.	OLIGOCHÈTES par E. PIGUET et K. BRETSCHER	»	18.—
Fasc. 8.	COPÉPODES par M. THIÉBAUD	»	18.—
Fasc. 9.	OPILIONS par R. DE LESSERT	»	11.—
Fasc. 10.	SCORPIONS par R. DE LESSERT	»	3.50
Fasc. 11.	ROTATEURS par E.-F. WEBER et G. MONTET	»	36.—
Fasc. 12.	DÉCAPODES par J. CARL	»	11.—
Fasc. 13.	ACANTHOCÉPHALES par E. ANDRÉ	»	11.—
Fasc. 14.	GASTÉROTRICHES par G. MONTET	»	18.—
Fasc. 15.	AMPHIPODES par J. CARL	»	12.50
Fasc. 16.	HIRUDINÉES, BRANCHIOBDELLES et POLYCHÈTES par E. ANDRÉ	»	17.50
Fasc. 17.	CESTODES par O. FUHRMANN	»	30.—
Fasc. 18.	GASTÉROPODES par G. MERMOD	»	55.—

LES OISEAUX DU PORT DE GENÈVE EN HIVER

par F. DE SCHAECK

Avec 46 figures dans le texte. Fr. 7.—

En vente au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

CATALOGUE ILLUSTRÉ DE LA COLLECTION LAMARCK

appartenant au
MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

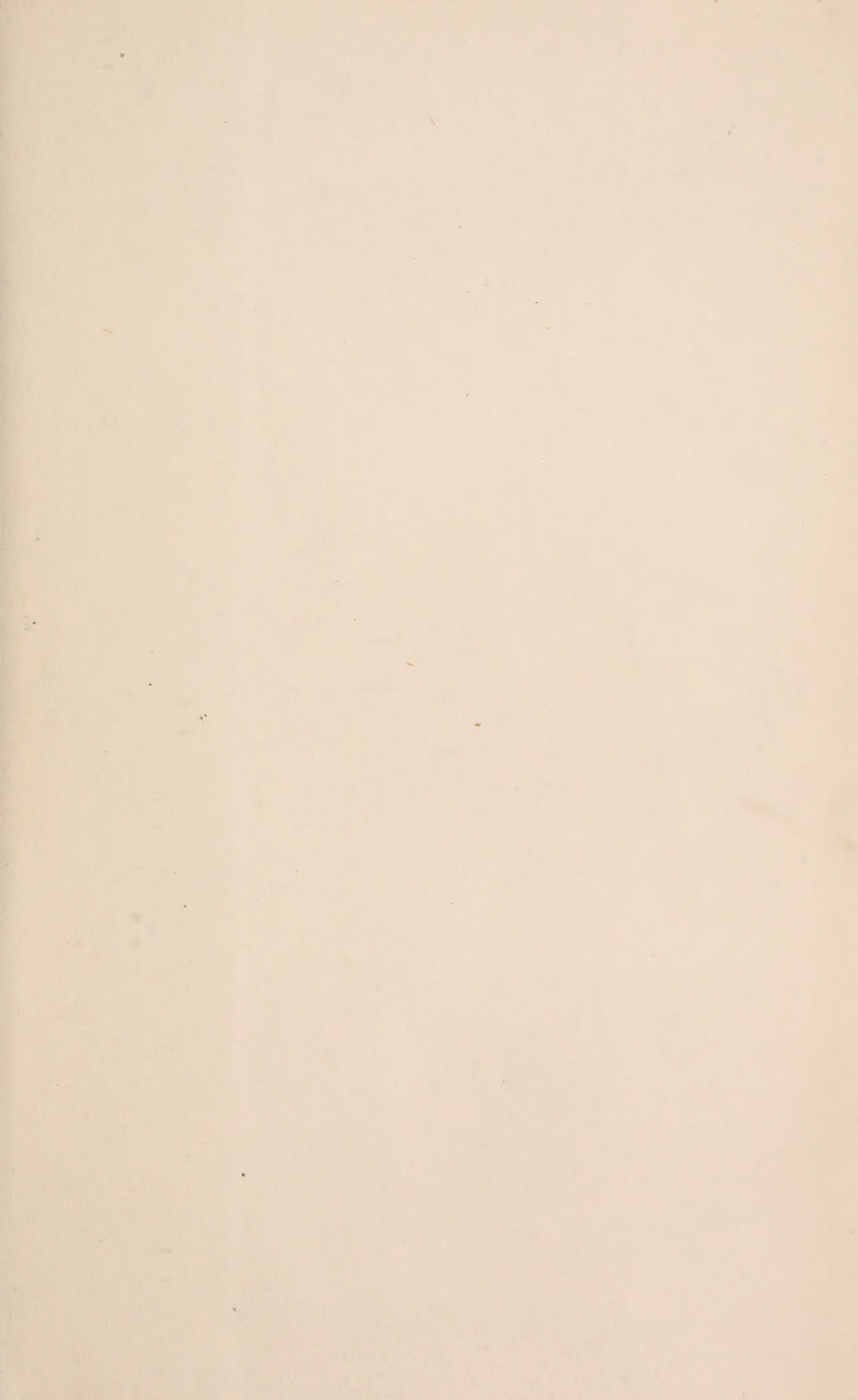
1re partie. — FOSSILES

1 vol. 4° avec 117 planches. Fr. 300.—

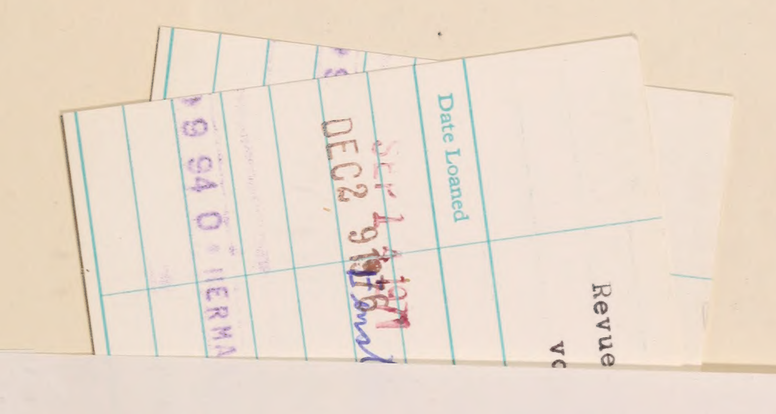
IMPRIMÉ EN SUISSE












AMNH LIBRARY
100163665